Überreicht vom Verfasser.

Sonderdruck aus: »Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie«, 130. Bd. 3./4. Heft. 1928

Zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge bei den Rhabdocoelen

Mit Angaben über den feineren Bau und die Lebensäußerungen

Von

Charlotte Hein

Mit 39 Figuren im Text und 1 Tafel

1928

AKADEMISCHE VERLAGSGESELLSCHAFT M. B. H.

LEIPZIG

Inhalt.

Seite

A. Penners und W. Schleip, Die Entwicklung der Schultze'schen Doppelbildungen aus dem Ei von Rana fusca. Teil I—IV. Mit 44 Figuren im Text und Tafel VI—XI 305

Friedrich Bock, Kastration und sekundäre Geschlechtsmerkmale bei Teleostiern. Mit Tafel XII 455

Charlotte Hein, Zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge bei den Rhabdocoelen. Mit Angaben über den feineren Bau und die Lebensäußerungen. Mit 39 Figuren im Text und Tafel XIII 469

An die Mitarbeiter der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.

Die Zeitschrift steht offen wissenschaftlichen Arbeiten aus allen Gebieten der Zoologie. Sie erscheint in zwanglosen, einzeln berechneten Heften; ein Band umfaßt etwa 40 Druckbogen.

Zwecks raschester Veröffentlichung der eingesandten Beiträge müssen die Manuskripte **vollständig druckfertig** eingeliefert werden. Nachträgliche Einfügungen und ausgedehntere Änderungen verursachen hohe Kosten, die dem Autor berechnet werden müssen.

Den Tafelzeichnungen soll eine Anordnung beigelegt sein, die dem Raum des in der Zeitschrift üblichen Formates angepasst ist. Vorlagen für Textabbildungen sind auf besonderen Blättern beizulegen. Die Zahl der Tafel- und Textabbildungen wolle auf das nötige Maß beschränkt werden. Der Verlag wird auf Wunsch den Mitarbeitern eine Anleitung für die Anfertigung von Zeichnungen für Tafel- und Textabbildungen sowie insbesondere eine solche für die Korrektur der Abbildungen zusenden.

Im allgemeinen Interesse der Fachkreise erscheint es dringend geboten, den Umfang der Beiträge durch knappe Fassung des Textes einzuschränken. Der Höchstumfang der in der Zeitschrift erscheinenden Arbeiten ist auf 5 Druckbogen festgesetzt; nur aus besonderen Gründen können längere Arbeiten aufgenommen werden, doch wird in diesem Falle um eine vorherige Anfrage gebeten.

Die Mitarbeiter erhalten von ihren Beiträgen, wenn diese 2 Druckbogen nicht überschreiten, 100, wenn sie umfangeicher sind, 60 Sonderabdrücke kostenlos; weitere Exemplare werden zum Selbstkostenpreis berechnet.

Das Honorar beträgt 40 M. pro Bogen.

Manuskripte und Anfragen wegen Einlieferung solcher werden erbeten an die Herausgeber: Prof. W. Schleip, Würzburg, Zoologisches Institut oder Prof. J. W. Harms, Tübingen, Zoologisches Institut.

Überreicht vom Verfasser.

Sonderdruck aus Zeitschrift für wissensch. Zoologie. Band 130, Heft 3/4.
Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H. in Leipzig, 1928.

Zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge bei den Rhabdocoelen.

Mit Angaben über den feineren Bau und die Lebensäußerungen.

Von

Charlotte Hein.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit 39 Figuren im Text und Tafel XIII.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 470
Material und Untersuchungsmethoden 473
I. Beobachtungen an lebenden, normalen Exemplaren von *Dalyellia viridis*, *Typhloplana viridata* und *Rhynchomesostoma rostratum* . . 474
1. *Dalyellia viridis* 474
2. *Typhloplana viridata* 478
3. *Rhynchomesostoma rostratum* 479
II. Beobachtungen an lebenden, operierten Exemplaren von *Dalyellia viridis*, *Typhloplana viridata* und *Rhynchomesostoma rostratum* . . . 480
1. *Dalyellia viridis* 480
2. *Typhloplana viridata* 485
3. *Rhynchomesostoma rostratum* 488
III. Histologische Untersuchungen an *Dalyellia viridis* mit besonderer Berücksichtigung des Integumentes, der Hautmuskeln und des Mesenchyms 490
1. Epithel 490
2. Basalmembran 497
3. Hautmuskelschlauch 497
4. Mesenchym 497
5. Hautdrüsen 500
a) Schleimdrüsen 501
b) Rhabditendrüsen 502
c) Verteilung der Schleim- und Rhabditendrüsen 504
d) Klebdrüsen 504
e) Drüsen mit kugelförmigen Einschlüssen 506

Seite
IV. Feinere Untersuchung der Regenerationsvorgänge bei *Dalyellia viridis* 508
1. Kurzer Überblick über den Verlauf der Wundheilung 508
2. Genauere Darstellung der Neubildung der einzelnen Gewebe . . 509
a) Epithel 509
b) Basalmembran 525
c) Hautmuskelschlauch 528
d) Mesenchym 530
e) Hautdrüsen 530
Anhang 531
3. Dauer der Wundheilung 533
4. Herkunft des Regenerationsmaterials und Ursache der geringen Regenerationsfähigkeit 534
Literaturverzeichnis 543
Erklärung der Tafel XIII 546

Einleitung.

Während das Regenerationsvermögen der Tricladen schon früh als ein außerordentlich weitgehendes erkannt worden ist und im Laufe der Zeit eine umfassende Literatur über die verschiedensten, diesen Punkt betreffenden Fragen entstanden ist, liegen nur wenig Angaben über derartige Erscheinungen bei den Rhabdocoeliden vor. Ihrer geringen Größe wegen sind diese Strudelwürmer für Regenerationsversuche weniger geeignet als die Tricladen. Es mag dies wohl hauptsächlich der Grund dafür sein, daß so wenig Experimente an ihnen ausgeführt worden sind. Die Rhabdocoeliden bestehen aus den beiden Sektionen der Rhabdocoelen und Alloeocoelen. Bei der ersteren unterscheidet man die beiden Subsektionen der Hysterophoren, die die Familien der Catenuliden, Microstomiden und Prorhynchiden umfaßt, und der Lecithophoren, zu denen die meisten Familien unsrer Süßwasserrhabdocoelen gehören, darunter die beiden großen der Dalyelliiden und Typhloplaniden. Es hat sich nun gezeigt, daß die wenigen Regenerationsversuche, die überhaupt bei Rhabdocoeliden vorgenommen wurden, nur bei den Alloeocoelen und Hysterophoren positive Ergebnisse zeitigten, während sie bei den Lecitophoren fast gänzlich negativ verliefen. Fulinski (1924) hat bereits darauf hingewiesen.

Histologisch näher untersucht sind nur die Neubildungsvorgänge, wie sie im Zusammenhang mit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei den Hysterophoren auftreten, und zwar auch hier wieder nur genauer bei *Microstomum* und *Stenostomum*; bei den beiden andern noch in Frage kommenden Vertretern *Catenula* und *Alaurina* haben sie, soweit ich wenigstens feststellen konnte, bisher nicht in der gleichen Weise aufgeklärt werden können. Es sind hier an erster Stelle die Arbeiten von J. Keller (1894), C. M. Child (1902) über *Steno-*

stomum und F. v. Wagner (1890) über *Microstomum*, ferner diejenigen von Brinkmann (1906) über *Alaurina*, Zacharias (1885) und Mrázek über *Catenula* zu nennen. Experimentelle Untersuchungen sind von diesen Kettenformen an *Stenostomum* und *Microstomum* ausgeführt worden, von Ritter und Congdon (1900), C. M. Child (1903), Hartmann (1922) an *Stenostomum* und Ruhl (1927) an *Stenostomum* und *Microstomum*. Es handelt sich bei diesen Untersuchungen zur Hauptsache nur um Beobachtungen am lebenden Objekt, doch geht aus ihnen allen hervor, daß diesen beiden Gattungen der Hysterophoren auch außerhalb der ungeschlechtlichen Fortpflanzung eine starke Regenerationsfähigkeit zukommt, wie es wohl zu erwarten war. Nach Ruhl erfolgt bei *Stenostomum leucops* Kopf- und Schwanzbildung noch bei einem Teilstück von $^1/_6$ der Körperlänge, bei *Microstomum* von wenigstens $^1/_3$ (Korschelt 1927). Nicht nur bei einmaliger, sondern auch bei wiederholter Entfernung ein und desselben Körperteiles soll bei *Stenostomum* jedesmal eine vollständige Wiederherstellung des Tieres eintreten. Hartmann (1922) gelang es, ein Individuum von *Stenostomum leucops* bei 52 Amputationen eines kleinen Kopfstückes, ein andres bei 45 Amputationen der hinteren Hälfte und jeweilig nachfolgender Regeneration über 13 Monate am Leben zu erhalten. Ich möchte an dieser Stelle noch erwähnen, daß in neuester Zeit Ruhl (1927) an *Macrostomum tuba*, einer Hysterophore, die sich nicht auf ungeschlechtlichem Wege durch Teilung fortpflanzt, bei seinen Regenerationsexperimenten eine Neubildung der Haftscheibe am Hinterende erreichte.

Das Verhalten der Tricladen und der sich durch Teilung vermehrenden Rhabdocoeliden hat zu der Meinung Veranlassung gegeben, daß den Turbellarien wohl ganz allgemein ein Regenerationsvermögen zukomme. So äußert sich Fr. v. Wagner (1902—1907, S. 2483): »Außerhalb des Zusammenhanges mit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung sind typische Regenerationsphänomene nicht bekannt geworden, immerhin kann es nicht zweifelhaft sein, daß den meisten, wenn nicht allen, hierher gehörigen Strudelwürmern das Vermögen, erlittene Einbußen wieder zu ersetzen, bis zu einem gewissen Grade eigentümlich ist, in einzelnen Fällen vielleicht sogar in solchem Maße, wie es sich bei der Teilungsfortpflanzung offenbart.« Wilhelmi (1909) ist derselben Ansicht. Fr. v. Wagner beruft sich auf die Versuche von Monti (1900) an der Alloeocoelen *Plagiostomum Girardi*. Aus diesen geht hervor, daß *Plag. Girardi* sowohl nach transversaler als auch nach longitudinaler Teilung imstande ist, seine ursprüngliche Gestalt wiederherzustellen. Auf Serienschnitten konnte festgestellt werden, daß sich alle Organe neu gebildet hatten, wenn auch kleiner als beim normalen Tier. Weiterhin stützt sich v. Wagner auf die älteren Berichte von Schneider (1873, S. 37) über *Mesostoma Ehrenbergii*, ein zu den Lecithophoren gehörendes rhabdocoeles Turbellar: »Verletzungen erträgt unser Tier sehr gut. Ich teilte zwei große Exemplare kurz hinter der Geschlechtsöffnung in zwei Teile. Die hinteren Stücke gingen bald zugrunde, aber die vorderen lebten weiter. Das eine, welches ich am längsten — 10 Tage — am Leben ließ, hat sogar noch einige Wintereier gebildet«, und von L. v. Graff über die Alloeocoele *Monotus fuscus* (1882, S. 184): »Wenn ich ein Exemplar in zwei oder drei Stücke zerschnitten hatte, so kroch das vorderste Stück sofort munter weiter. Das hintere und das Mittelstück dagegen kontrahierten sich und blieben ruhig liegen, um erst nach mehreren (3—5) Tagen ihre Bewegungen aufzunehmen.«

Trotzdem diese Angaben, wie Fr. v. Wagner selbst sagt, »nicht erkennen lassen, inwieweit in den einzelnen Fällen Ersatz für das Verlorene tatsächlich eingetreten ist«, so glaubt er doch als sicher annehmen zu dürfen, daß hier eine Regeneration vor sich gegangen ist. In der Literatur habe ich keine weiteren Mitteilungen über Untersuchungen dieser Art an *Monotus fuscus* finden können. Nach den Experimenten von Bresslau (1913) an *Mesostoma Ehrenbergii* erscheint es aber sehr unwahrscheinlich, daß den Angaben von Schneider Regenerationsbeobachtungen zugrunde lagen. Doch bevor ich etwas näher auf die bisher beschriebenen Regenerationsversuche an Lecithophoren eingehe, möchte ich hier noch hinzufügen, daß noch an einem weiteren Alloeocoelen Neubildungsvorgänge verfolgt werden konnten, und zwar von Sekera an *Bothrioplana bohemica*. Er schreibt darüber (1911, S. 5): »Auch an einigen Exemplaren von *Bothrioplana*, welche durch irgendeine Verletzung den Pharynx und hinteren Körperteil verloren haben, beobachtete ich unlängst, daß sie im hinteren Drittel des erhaltenen Vorderkörpers einen neuen Schlund ausgebildet haben, so daß nur die hintere Körperspitze etwas durch Regeneration ergänzt wurde.«

An *Mesostoma Ehrenbergii* sind von Bresslau (1913, S. 311) die verschiedensten Operationen ausgeführt worden, doch stets mit dem gleichen negativen Erfolg. Die Wunden heilten zwar rasch. Mehr aber als eine einfache Reparation des Schadens trat nicht ein. »Höchst selten — auch dann aber nur ganz ungefähr —« war »eine Wiederherstellung der äußeren Körperform zu konstatieren, wie z. B. die Ausbildung einer Art Schwanzspitze nach Amputation des Hinterendes. Wirklicher Ersatz eines entfernten Organs oder Organkomplexes konnte aber nie beobachtet werden.« Die Versuche von Fulinski (1924) an fünf weiteren Vertretern der Lecithophoren, *Phaenocora unipunctatum*, *Ph. megalops* und *Mesostoma productum*, *Mes. lingua*, *Mes. punctatum* ergaben ganz ähnliche Resultate. Fulinski stellte gleichfalls fest, daß Neubildungen verlorener Teile im allgemeinen nicht stattfinden, sondern nur Reparationen, die den »Schaden, den die infolge der Operationsversuche hervorgerufenen Einbußen verursachen, lindern«, und zwar erst dann, wenn bei *Phaenocora* wenigstens noch $^1/_2$ und bei *Mesostoma* $^1/_3$ der ganzen Körperlänge vorhanden ist. Nur bei *Mesostoma* beobachtete er, daß, wenn er die Tiere durch zwei parallele Querschnitte in drei Teile teilte, das Mittelstück unter der Bedingung, daß es mindestens $^2/_3$ der ganzen Körperlänge besaß, den hinteren Abschnitt neu bildete. Das Vorderende mit Gehirn und Augen wurde nicht nachgebildet. Die am hinteren Ende solcher Mittelstücke auftretenden Neubildungsvorgänge können nach Ansicht von Fulinski als Regenerationsvorgänge betrachtet werden.

Weitere Regenerationsarbeiten über Lecithophoren sind mir nicht bekannt. Das in bezug auf die Regeneration so abweichende Verhalten dieser Gruppe gegenüber den andern Turbellarien ist außerordentlich merkwürdig und interessant. Als mir die Aufgabe gestellt wurde, die Regenerationsverhältnisse bei den Rhabdocoeliden zu untersuchen, habe ich mich aus diesem Grunde den Lecithophoren zugewandt. Als Untersuchungsobjekt diente mir in der Hauptsache *Dalyellia viridis* (G. Shaw) aus der Familie der *Dalyelliidae*, tribus *Dalyelliini*. Zum Vergleich wurden noch *Typhloplana viridata* (Abildg.) und *Rhynchomesostoma*

rostratum (Müll.) aus der Familie der *Typhloplanidae*, tribus *Typhloplanini* herangezogen. Die Frage nach der Ursache des Fehlens der Regenerationsfähigkeit bei den Lecithophoren ist schwer zu beantworten. Fulinski kommt zu der Überzeugung, daß der Grund dafür in der inneren Organisation der Tierchen liegen müsse. Das ist zweifellos der Fall; es ist schwer einzusehen, wie hier äußere Faktoren eine Rolle spielen sollten, zumal die Tiere unter den gleichen Bedingungen operiert und gehalten worden sind wie diejenigen Turbellarien, bei denen Neubildungen in weitestem Maß auftraten. Histologisch sind die Reparationsvorgänge bei den Lecithophoren noch gar nicht geprüft worden. Es schien mir jedoch, als müßte man durch derartige Untersuchungen der Antwort auf die oben angeführte Frage etwas näher kommen können. Ich habe mich daher hauptsächlich damit befaßt, bei *Dalyellia viridis* die Wundheilungsvorgänge an Schnittpräparaten zu untersuchen. Im Zusammenhang mit der Verfolgung der Reparationserscheinungen konnten noch einige Beobachtungen über die Eibildung bei *Dalyellia viridis* und *Typhloplana viridata* und den feineren Bau von *Dalyellia viridis* gemacht werden.

Material und Untersuchungsmethoden.

Von dem den Untersuchungen zugrunde liegenden Material stammt *Dalyellia viridis* aus einem zum Altwasser der Ohm gehörigen, in den Sommermonaten austrocknenden Graben in der Nähe von Cölbe bei Marburg, *Typhloplana viridata* aus dem oben genannten Altwasser und *Rhynchomesostoma rostratum* aus dem Teiche des botanischen Gartens in Marburg. *Dalyellia viridis* trat in großer Zahl in der Zeit von Ende Oktober bis Mitte Mai auf. Es ist bekannt, daß die jungen Exemplare dieser symbiontisch mit *Chlorella vulgaris* (v. Haffner; Genevois) lebenden Dalyellie farblos sind und erst später, nach v. Haffner etwa 5 Wochen nach dem Schlüpfen aus dem Ei allmählich durch Aufnahme der Symbionten ihre grüne Farbe annehmen (v. Graff 1884, Sekera 1903, Genevois 1924, v. Haffner 1925). Ich fand draußen 1—2,5 mm lange, farblose oder wenig ergrünte und größere, etwa 3—3,5 mm lange, dunkelgrüne Tiere auf. Sie wurden alle bei den Untersuchungen verwandt. *Typhloplana* fing ich in größeren Mengen im August und September, *Rhynchomesostoma rostratum* in vereinzelten Exemplaren zwischen Mitte Juni und Mitte August. Zu den Versuchen wurde nach Möglichkeit nur frisches Material gebraucht. Von *Typhloplana viridata* und *Rhynchomesostoma rostratum* wurden keine Massenkultruen angelegt. *Dalyellia viridis* hielt ich in größerer Zahl beisammen — bis zu 30 Exemplaren — in Gläsern, die mit Wasser aus dem Fundgraben gefüllt und mit Wasserpflanzen, *Lemna minor* und *Riccia fluitans*, versehen waren. Rotatorien wurden reichlich als Nahrung hinzugesetzt. Jedoch wurde dieses Material auch nur im Notfall in Angriff genommen. Eier von *Dalyellia viridis* wurden im Mai gesammelt und in filtriertem Grabenwasser aufbewahrt. Im November schlüpften die jungen Tiere aus diesen Eiern. So stand mir noch ganz junges Material

für meine Untersuchungen zur Verfügung. Jedoch hielten sich diese jungen, nur 0,4—0,5 mm langen Dalyellien in meinen Kulturen nur 10—12 Tage.

Die Operationen wurden mit einem sehr feinen, scharfen Skalpell vorgenommen. Die Tiere wurden auf einen Objektträger gebracht, in dem Momente, in dem sie sich ausstreckten, an der gewünschten Stelle mit dem Skalpell durchschnitten und nach der Operation vorsichtig in Uhrschälchen abgeschwemmt. In der ersten Zeit wurden die Objekte täglich, später jeden 2. Tag und schließlich, nach Verlauf eines Monates nur noch in Abständen von 6 Tagen unter der Lupe oder im hängenden Tropfen unter dem Mikroskop kontrolliert.

Für die Fixierung kam nur ZENKERS Gemisch in Frage. FLEMMINGsche Lösung gab keine guten Resultate. Die Fixierungsflüssigkeit wurde meist heiß angewandt. Doch erwies es sich für besser, bei Objekten, die kurze Zeit — bis zu 3 Tagen — nach der Operation fixiert werden sollten, das Gemisch kalt zu gebrauchen; durch heiße Flüssigkeit wurde der in den ersten Tagen noch sehr zarte Wundverschluß regelmäßig zerstört. Aber selbst bei Anwendung des kalten ZENKERschen Gemisches war eine einigermaßen gute Fixierung erst 16—24 Stunden nach der Operation zu erreichen. Ich habe mir alle Mühe gegeben, meine Exemplare schon wenige (1—10) Stunden nach der Verwundung zu fixieren und verschiedene Betäubungsmittel, Hydroxylamin, Cocain, Kohlendioxyd und Wärmestarre ausprobiert, jedoch mit negativem Erfolg. Ein Aufreißen an der verwundeten Stelle war unvermeidlich, außerdem erfolgte unter der Einwirkung dieser Mittel eine starke Kontraktion der Tiere. Die Objekte blieben 15—20 Minuten in der Fixierungsflüssigkeit, wurden dann in der üblichen Weise weiter behandelt und in Paraffin eingebettet.

Für die histologischen Untersuchungen eigneten sich am besten 3—4 μ dicke Schnitte. Gefärbt wurden die Schnitte vorzugsweise mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN und nachfolgendem Eosin oder Säurefuchsin. Auch die Dreifachfärbung nach MALLORY ergab gute Bilder. Zum Vergleich gelangten ferner Thionin mit Nachfärbung von Eosin und Pikrokarmin zur Verwendung.

I. Beobachtungen an lebenden, normalen Exemplaren von Dalyellia viridis, Typhloplana viridata und Rhynchomesostoma rostratum.

Es kam mir darauf an, einen Vergleich darüber anstellen zu können, wie lange normale und operierte Tiere in meinen Kulturen lebensfähig waren. Aus diesem Grunde war es notwendig, beide nebeneinander unter den gleichen Bedingungen zu halten. Ich möchte hier zunächst meine Beobachtungen an normalen Tieren mitteilen.

1. Dalyellia viridis.

Dalyellia viridis (Taf. XIII, Abb. 1) versuchte ich zuerst in ziemlich großen Uhrschälchen, die mit Wasser aus dem Fundgraben gefüllt und mit *Riccia fluitans* versehen waren, zu halten. Das Wasser wurde täglich erneuert. Für reichliche Nahrung wurde durch regelmäßiges Hinzusetzen von Rotatorien gesorgt. Zahlreiche Exemplare, zum Teil jüngere, noch farblose und schwach ergrünte, 1—2,5 mm lange, zum Teil ältere,

schon dunkelgrüne von einer Länge von 3—3,5 mm wurden einzeln oder zu zweit und dritt in diese Schälchen gesetzt. Sie lebten hierin 44—69, durchschnittlich 56 Tage.

Eine längere Zeit konnte ich sie am Leben erhalten, wenn ich sie unter sonst den gleichen Bedingungen in gewöhnliche Wassergläser mit viel Wasser brachte, das wöchentlich nur einmal gewechselt wurde. Unter diesen Umständen hielten sich die meisten 60—80 Tage, zwei sogar 92 bzw. 109 Tage. Kurz bevor die Tiere eingingen, zeigten sie charakteristische Depressionserscheinungen. Die frische grüne, fast glänzende Farbe wurde matter. Am Hinterende und in der Umgebung der Geschlechtsöffnung wurden die Individuen farblos. Im ganzen Körper traten bräunliche und schwarze Körnchen auf, die beständig an Zahl zunahmen. Diese sind auch von Sekera (1903, S. 707; 1912, S. 172) und K. v. Haffner (1925, S. 25), hauptsächlich bei alternden Exemplaren von *Dalyellia viridis*, wahrgenommen worden und nach den Angaben dieses letzteren Autors auf die Überreste zugrunde gegangener Symbionten (*Chlorella vulgaris*) zurückzuführen.

Sämtliche in den Wassergläsern gezüchteten Tiere zeigten zu Beginn der Beobachtung schon eine dunkelgrüne Färbung, besaßen eine Länge von 3—3,5 mm. Sie hatten also schon ihre endgültige Größe erreicht (nach Sekera [1912, S. 163] werden sie 2,5—3,5 mm lang), waren aber noch frei von Eiern. Die Eibildung trat jedoch in den meisten Fällen bald ein. Die Begattung ist eine gegenseitige (v. Graff 1882, S. 172 und 354; Sekera 1903 und 1912). Nach Angaben von Sekera (1903, S. 706; 1912, S. 169) fangen diese Dalyellien, sobald sie geschlechtsreif geworden sind, an, sich zu begatten und kopulieren von da ab während des ganzen Lebens, auch dann noch, wenn schon eine große Anzahl von Eiern entwickelt worden ist, »ihr Körper einem dunklen Eiersack« gleicht. In zwei Fällen gelang es auch mir, eierproduzierende Individuen in Kopulation vorzufinden. Die ovalen Eier werden durch eine innere Öffnung im Geschlechtsgang (Sekera 1912, S. 168) ins Mesenchym ausgestoßen, bleiben im mütterlichen Körper und werden erst mit dem Zugrundegehen des Tieres frei (v. Graff 1882, S. 144; Sekera 1912, S. 168; v. Haffner 1925, S. 53). Die zeitliche Aufeinanderfolge der sich bildenden Eier ließ sich bei meinem Objekt gut verfolgen, erstens deshalb, weil die Eier durch den Körper hindurchschimmern, und zweitens, weil sich jedes neu hinzutretende Ei von den älteren gut in der Farbe seiner Schale unterscheidet.

Nach Sekera (1903, S. 707) sind die Eier »anfangs mit einer weißen, dann in einigen Stunden mit einer hellbraunen und zuletzt mit einer

dunkelbraunen Eihülle« versehen. Die gleichen Beobachtungen machte schon v. Graff (1882, S. 142). Er führt diese Umfärbung auf die allmähliche Erhärtung der Schale zurück. Meine Befunde stimmen mit denjenigen dieser Autoren genau überein. Die Eischale wurde bei meinen Exemplaren innerhalb weniger Stunden hellbraun; der Übergang von der hellbraunen in die dunkelbraune Färbung vollzog sich nicht immer in der gleichen Zeit, sondern innerhalb von 1—6 Tagen, und zwar je nach den Bedingungen, unter denen die Eibildung rascher oder langsamer vor sich ging — worauf ich noch gleich zu sprechen komme —, gleichfalls mehr oder weniger schnell. Es war aber keineswegs immer der Fall, daß, wenn ein neues Ei auftrat, die unmittelbar davor gebildeten ihre endgültige Farbe besaßen, so daß Eier in den verschiedensten Farbtönungen im Körper vorhanden waren. Dasselbe stellte schon Sekera (1912, S. 168) fest: »Die älteren Eier nehmen auch eine dunklere Farbe an, so daß man die jüngeren oder zuletzt gebildeten nach der helleren Färbung sehr gut unterscheiden kann.« An den noch ganz hellbraunen Eiern war an einem Pol eine feine Kreisnaht sichtbar, der Rand des späterhin aufspringenden Deckelchens (Fig. 1); sie war an den dunkelbraunen nicht mehr zu erkennen und trat erst wieder einige Zeit vor dem Schlüpfen der Jungen deutlich hervor. Beobachtungen dieser Art sind bereits von E. Sekera bei *Dalyellia viridis* (1903, S. 707) und *Dallyellia scoparia* (O. Schm.) 1912, S. 168) gemacht worden

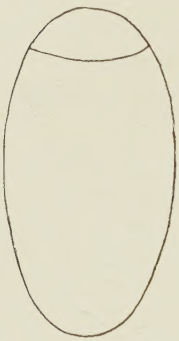


Fig. 1. Ei von *Dalyellia viridis*.

Sekera (1912, S. 167; 1926) gibt an, daß *Dalyellia viridis* fortgesetzt ein Ei nach dem andern in Intervallen von 12 Stunden bildet. Eine solche Regelmäßigkeit konnte ich bei meinen Exemplaren nicht bemerken. Vielmehr scheint mir hier nach meinen Beobachtungen die Eibildung von der Zunahme der Temperatur im Laufe der Jahreszeit abhängig zu sein. Ich habe täglich ungefähr um dieselbe Tageszeit, gegen 10 Uhr vormittags, die Wassertemperatur in meinen Kulturen gemessen und die Zahl der Eier festgestellt. Diese Untersuchungen sind bei zahlreichen Tieren vorgenommen worden; es konnten bei allen sehr annähernd die gleichen Feststellungen gemacht werden. Ich gebe in der Tabelle A eine meiner Beobachtungsreihen an; sie bezieht sich auf ein Individuum. Die Temperaturangaben in der Tabelle stellen immer die Mittelwerte der in denjenigen Tagen herrschenden Temperaturen dar, die zwischen der Bildung des einen Eies und dem Erscheinen des nächstfolgenden lagen.

Diese Tabelle zeigt, daß die Eibildung bei *Dalyellia viridis* mit fortschreitender Jahreszeit und zunehmender Temperatur schneller vor sich geht. Wenige Tage, bevor die Tiere eingingen, hörten sie mit der Eierproduktion auf. Ich habe in meinen Zuchtgläsern nur höchstens 20 bis 25 Eier bei einem Individuum beobachtet. Die Fruchtbarkeit von *Dalyellia viridis* ist eine weit größere. An Tieren, die um dieselbe Zeit

Tabelle A. Abhängigkeit der Eibildung von der Temperatur.

Mittelwert der Temperatur	Datum	Zahl der Eier
10° Celsius	11. Februar	—
10,5° »	17. März	1
11° »	29. »	2
13° »	7. April	3
13° »	14. »	4
13,5° »	20. »	5
12° »	25. »	6
12,5° »	28. »	7
16° »	1. Mai	8
16° »	4. »	9
17° »	6. »	10
17,5° »	8. »	11
16° »	10. »	12
17° »	12. »	13
17° »	13. »	14
16° »	14. »	15
15° »	15. »	16
14° »	17. »	17
13° »	19. »	18
15° »	20. »	19
15,5° »	21. »	20
18,5° »	23. »	21
18° »	24. »	22
19° »	25. »	24
18,5° »	26. »	25
18° »	31. » †	25

draußen gefangen wurden, zählte ich bis zu 48 Eiern. K. v. Haffner (1925, S. 53) gibt eine Höchstzahl von 80, Sekera sogar von 100 Stück an. Ich möchte die Bildung dieser verhältnismäßig geringen Anzahl von Eiern darauf zurückführen, daß die Temperatur des Wassers in meinen Kulturen, die in mäßig hellen Räumen des Institutes standen, im Mai eine noch niedrigere als die draußen in dem flachen Graben herrschende war.

Gegen Ende Mai unterlagen sämtliche Tiere in meinen Gläsern einem allmählichen Zerfall, um eine Zeit, in der auch draußen nur noch vereinzelte Exemplare aufzufinden waren. Eine genaue Angabe über die Lebensdauer von *Dalyellia viridis*, deren Ermittlung nur dadurch möglich wäre, daß man frisch geschlüpfte Tiere bis zur Bildung einer großen Zahl von Eiern aufziehen könnte, vermag ich nicht zu geben, da es mir nicht gelang, die im November in meinen Kulturen aus den Eiern schlüpfenden Jungen längere Zeit am Leben zu erhalten. Nach dem Eindruck aber, den ich draußen am Fundgraben gewonnen habe, möchte ich annehmen, daß die ganze Vegetationsperiode von Ende Oktober bis Ende Mai von einer Generation überdauert wird, *Dalyellia viridis* also mindestens 4—5 Monate leben kann. In der Zeit von Ende Oktober 1925 bis Mitte Januar 1926 war der größte Teil der gefangenen Tiere noch farblos, der kleinere grün gefärbt; nur wenige dieser Exemplare trugen bereits einige Eier, bis zu 5 Stück. In den darauffolgenden Monaten traten junge, farblose Tiere in immer geringer werdender Zahl auf und waren schließlich überhaupt nicht mehr aufzufinden. Die Zahl der in Eibildung begriffenen Dalyellien nahm dagegen immer mehr zu, und von Ende April ab waren draußen überhaupt nur noch solche vorhanden. Im Juni war der Graben bereits eingetrocknet. Im Oktober 1926 fand ich ihn wieder mit Wasser angefüllt und konnte feststellen, daß junge Tiere wieder in großer Menge anzutreffen waren. In den nächstfolgenden Monaten konnte ich die gleichen Beobachtungen wie in dem vorhergehenden Jahre machen.

Ich fand hier die Angaben von Sekera (1903, 1912), daß die mit dem Tode des Muttertieres frei werdenden Eier die Sommermonate in den austrocknenden Gräben überdauern, bestätigt. Sekera beobachtete dagegen in seinen Tümpeln, die auch schon im Herbst wieder »ein größeres Quantum Wasser« enthielten, erst im kommenden Frühling, Anfang März, das Auftreten von sehr zahlreichen jungen und farblosen Dalyellien, während ich hier an meinem Fundort um diese Zeit junge Exemplare neben den älteren nur noch vereinzelt auffinden konnte.

2. Typhloplana viridata.

Typhloplana viridata (Taf. XIII, Abb. 2) wurde einzeln in Uhrschälchen gehalten. Das Wasser für diese Einzelkulturen wurde aus dem Fundgraben bezogen und täglich gewechselt. Als Wasserpflanzen dienten Fäden von *Spirogyra crassa*. Die Exemplare — es handelt sich hier ausschließlich um ausgewachsene, geschlechtsreife Tiere — lebten 12 bis 26 Tage; nur ein einziges konnte ich längere Zeit, 32 Tage, beob-

achten. Sie gingen unter ganz ähnlichen Degenerationserscheinungen zugrunde wie die Dalyellien; auch hier traten im ganzen Körper bräunliche und schwarze Körnchen auf, die wahrscheinlich ebenfalls Überreste zerfallender Symbionten darstellten.

Einige Individuen enthielten schon vor der Isolierung 1—2 Dauereier und bildeten späterhin noch 1—2 weitere. Bei andern Exemplaren kam es erst nach der Isolierung zur Bildung von Dauereiern. Denkbar wäre es, daß vorher eine gegenseitige Begattung stattgefunden hatte, möglich wäre es aber auch, daß Selbstbefruchtung eingetreten wäre. Bei Subitan- und Dauereier erzeugenden Typhloplaniden soll die Bildung von Dauereiern sowohl nach gegenseitiger als auch nach selbsttätiger Befruchtung erfolgen können (Böhmig 1904—1908, S. 2346). Es wurden hier meist nur 1—3 entwickelt, bei zwei Individuen hingegen mehr, 8 bzw. 11. In der Tabelle B habe ich angegeben, wieviel

Tabelle B. Bildung und Ablage von Dauereiern bei einem normalen Exemplar von *Typhloplana viridata*.

Datum	Zahl der im Körper vorhandenen Eier	Zahl der jeweilig abgelegten Eier
19. August	—	—
23. »	1	—
24. »	2	—
27. »	3	—
29. »	4	—
30. »	—	4
1. September	1	—
3. »	2	—
5. »	3	—
7. »	4	—
15. »	1	3
16. »	—	1
17. »	1	—
18. »	2	—
20. » †	3	—

Tage bei dem letzteren zwischen je zwei aufeinander folgenden Eibildungen lagen, in welcher Zahl und zu welcher Zeit die Dauereier abgelegt wurden. Die Beobachtungen an demjenigen Exemplar, das 8 Eier erzeugte, zeigten sehr annähernd das gleiche Bild.

3. Rhynchomesostoma rostratum.

Über das Verhalten von *Rhynchomesostoma rostratum* kann ich keine besonderen Angaben machen. Es standen mir nur wenige Exemplare

zur Verfügung. Sie waren bereits alle geschlechtsreif. Ich versuchte sie einzeln in Petri-Schalen zu halten, die mit Wasser aus dem Fundteiche gefüllt waren. Das Wasser wurde auch hier täglich erneuert, für Wasserpflanzen (*Spirogyra crassa*) wurde gesorgt. Die Tiere vertrugen den Aufenthalt in den Kulturschälchen nicht gut, sie gingen schon nach spätestens 12—14 Tagen ein. Innerhalb dieser Zeit bildeten zwei Individuen 1, ein anderes 2 Dauereier aus.

II. Beobachtungen an lebenden, operierten Exemplaren von Dalyellia viridis, Typhloplana viridata und Rhynchomesostoma rostratum.

An allen Objekten habe ich Querdurchschneidungen vorgenommen und die Höhe und Richtung der Schnittführungen für *Dalyellia viridis*, *Typhloplana viridata* und *Rhynchomesostoma rostratum* in den Figuren 2, 4 und 5a angegeben. Die Art und Weise der Schnittführung selbst war von großer Bedeutung. Wurde die Operation langsam vorgenommen, so fand regelmäßig ein Ausstoßen größerer Mengen von Gewebeelementen statt. Das Tier ging unter diesen Verhältnissen früher zugrunde als nach einem möglichst schnellen und scharfen Schnitt, bei dem meist gar keine oder doch nur wenig Bestandteile des Körpers aus der Wunde herausflossen. Ich habe daher nur solche Exemplare weiter beobachtet, bei denen die Schnittführung in der zuletzt angegebenen Weise erfolgt war.

1. Dalyellia viridis.

Die Operationen wurden an sehr zahlreichen Objekten vorgenommen (Fig. 2).

1. Durch einen in der Richtung *I—I* geführten Schnitt wurden Augen, Gehirn und Mund entfernt. Unmittelbar nach der Operation fand eine starke Kontraktion des Hautmuskelschlauches, besonders in der Umgebung der Wunde, statt, durch die die Wundfläche bedeutend verkleinert wurde. Die Tiere bewegten sich nach dem Abschwemmen vom Objektträger auf den Boden des Uhrschälchens und blieben hier fast bewegungslos liegen. Die krampfhafte Anspannung der Hautmuskeln hörte allmählich auf. Nach 1—2 Tagen gingen die Dalyellien zugrunde. Auch bei den kurzen, abgeschnittenen Kopfstücken wurde die Wunde durch die Muskeln des Hautmuskelschlauches zusammengezogen. Sie befanden sich wenige Minuten in lebhaft rotierender Bewegung und kamen dann zur Ruhe. Sehr bald danach trat eine Erschlaffung der Hautmuskeln ein, und nach 1–2 Stunden waren die Stücke gänzlich zerfallen.

2. Der an der Fig. 2 durch *II—II* bezeichnete Schnitt ging durch den Darm, die Hoden und Dotterstöcke. So schnell auch die Operation in diesem Falle ausgeführt werden mochte, war es doch nicht möglich, ein Heraustreten von Gewebeelementen zu verhüten. Bei beiden Teilen erfolgte an der verwundeten Stelle nur eine schwache Kontraktion des Hautmuskelschlauches, die sofort nachließ. Teile des Darmes wurden ausgestoßen. Es hörte dann jegliche Bewegung auf. Nach 1—2 Stunden erfolgte die gänzliche Auflösung beider Teilstücke.

3. Bei Querdurchschneidungen in den Richtungen *III—III* und *IV—IV* durch die Genitalöffnung oder unmittelbar unterhalb derselben wurden Teile des zentralen Geschlechtsapparates verletzt. Die hinteren Fragmente gingen bereits nach 1—2 Stunden, die vorderen im Laufe eines Tages zugrunde.

4. Amputationen des Hinterendes in weiterer Entfernung von der Genitalöffnung durch einen in der Figur durch *V—V* angedeuteten Schnitt, der keine Verwundung des Geschlechtsapparates mehr zur Folge hatte, vertrug *Dalyellia viridis* sehr gut, ebenso alle operativen Eingriffe unterhalb dieser Grenze. Während Querdurchschneidungen, wie sie in den Abschnitten 1—3 angegeben sind, nur an ausgewachsenen dunkelgrünen, ungefähr 3—3,5 mm langen Exemplaren vorgenommen wurden, wurden Operationen dieser letzten Art sowohl an ausgewachsenen als auch an jüngeren, 1—2,5 mm langen, farblosen oder schwach ergrünten und an frisch geschlüpften Dalyellien ausgeführt, und es muß hier genauer gesagt werden, daß bis auf die frisch geschlüpften Jungen, die sehr bald — im Laufe einiger Stunden — nach der Operation zugrunde gingen, sich alle Tiere bei diesen Verletzungen sehr widerstandsfähig zeigten. Die abgeschnittenen Hinterenden unterlagen auch hier natürlich einem schnellen Verfall, innerhalb einer Stunde; die Individuen selbst blieben lange Zeit am Leben. Sie nahmen sofort nach dem Abschwemmen in ihre Schälchen ihre Bewegungen in ganz normaler Weise wieder auf, als ob sie in keiner Weise verletzt worden wären. Ich hielt sie in Einzelkulturen, zunächst in Uhrschälchen, später in Wassergläsern ganz in der oben schon für die normalen Tiere angege-

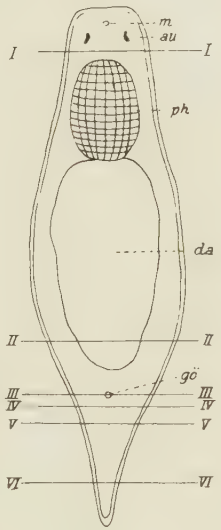


Fig. 2. *Dalyellia viridis.* Schema der Schnittführungen. *au* Augen; *da* Darm; *gö* Genitalöffnung; *m* Mund; *ph* Pharynx.

benen Weise und konnte sie unter den ersteren Bedingungen 36—54, unter den letzteren 50—106 Tage beobachten. Es zeigte sich also, daß diese Exemplare annähernd die gleiche Lebensfähigkeit besaßen wie normale. Sie gingen unter den gleichen Depressionserscheinungen zugrunde. Während dieser ganzen Zeit jedoch fand weder bei den älteren noch bei den jüngeren Tieren eine Neubildung des Schwanzendes statt; es erfolgte stets nur eine Wundheilung.

Der Wundheilungsprozeß ließ sich schon am lebenden Objekt verfolgen. Einzelheiten waren natürlich nicht zu erkennen, da die Zellelemente bei *Dalyellia viridis* sehr klein sind und bei grünen Tieren die Symbionten das Objekt außerdem fast undurchsichtig machen. Doch konnte ich bei allen meinen Beobachtungen immer wieder dieselben charakteristischen Bilder wahrnehmen. Ich schildere hier den Vorgang, wie ich ihn an älteren, grünen Exemplaren habe vor sich gehen sehen.

Sofort nach der Operation fand eine starke Kontraktion des Hautmuskelschlauches statt. Durch die Ringmuskeln wurde der Wundrand sofort bis zur Mitte der Wundfläche zusammengezogen. Bei genauerer Beobachtung zeigte sich in der Mitte des Hinterendes eine kleine Eindellung *de* (Taf. XIII, Abb. 1a, *de*). Die Vermutung lag nahe, daß der Wundrand hier etwas nach innen hineingezogen worden war. In der unmittelbaren Umgebung dieser Eindellung waren die Epithelzellen höher als an den andern Stellen des Körpers (Taf. XIII, Abb. 1a, *ep*). Sie waren hier wahrscheinlich durch die starke Kontraktion der Hautmuskeln auf einen engeren Bezirk zusammengeschoben und dadurch derartig in ihrer Gestalt verändert worden. Zuweilen beobachtete ich, daß die krampfartig kontrahierten Ringmuskeln wieder erschlafften, die Wunde erweitert und sofort wieder in der vorher beschriebenen Weise zusammengezogen wurde, nachdem einige Gewebeelemente aus dem Körper herausgetreten waren.

Zugleich mit der Kontraktion der Ringmuskulatur des Hautmuskelschlauches erfolgte auch regelmäßig eine solche der Längsmuskulatur. Dabei wurden die stärkeren ventralen Muskeln bedeutend mehr verkürzt als die schwächeren dorsalen, so daß die terminale Wunde auf die Ventralseite des Tieres verlagert wurde. Ob dieser Vorgang irgendwie zweckmäßig ist, erscheint mir zweifelhaft. Möglich wäre vielleicht, daß die Wunde ventral äußeren Eingriffen etwas weniger ausgesetzt wäre als terminal. Auf meinen Schnittpräparaten konnte ich feststellen, daß die Wunde sich noch nach fast vollständiger Verheilung in dieser Lage befand.

Unmittelbar nach der Verwundung zeigte sich am Hinterende eine kräftigere grüne Färbung als am übrigen Körper (Taf. XIII, Abb. 1a).

Ihr so plötzliches Auftreten wurde sicherlich dadurch bewirkt, daß die Symbionten durch die Kontraktion der Wunde auf einen engeren Bezirk zusammengedrängt wurden. Jedoch ließ sie sich noch längere Zeit — meist 3—5 Tage — beobachten (Taf. XIII. Abb. 1b und 1c) ,trotzdem die Ringmuskeln sich innerhalb dieser Zeit schon wieder gestreckt hatten. Ich möchte daher annehmen, daß die Chlorellen in der Umgebung der Wunde vermehrte Teilungen erfahren hatten, die sich dadurch erklären ließen, daß ihre Lebensbedingungen hier durch erhöhte Zufuhr von Nährstoffen nach der Wundstelle hin günstigere geworden waren. Ich habe auf meinen Schnitten hier zwar nicht mehr Teilungsstadien als an den übrigen Stellen des Körpers vorgefunden, doch meist zahlreiche, sehr kleine Algen in Häufchen zusammenliegend wahrgenommen, deren Entstehung auf schnell aufeinander folgende Teilungen der Chlorellen zurückgeführt werden könnte. Er erscheint mir das um so wahrscheinlicher, da ähnliche Beobachtungen für die *Chlorohydra*-Symbionten gemacht worden sind. An *Chlorohydra viridissima* hat K. v. Haffner (1925, S. 39—41) Regenerationsversuche ausgeführt, um die Abhängigkeit der Symbionten von den Ernährungsbedingungen in den verschiedenen Körperteilen des Wirtes nachzuweisen, und festgestellt, daß sich die Algen hier überall da, wo die Neubildungsvorgänge stattfanden, lebhaft vermehrten.

In der Regel am 1. oder 2. Tage nach der Operation, öfter auch noch später, beobachtete ich, daß die Kontraktion der Ringmuskeln nachgelassen hatte und die Wundfläche von einem dünnen Häutchen *h* bedeckt war, das am Wundrand allmählich in das Epithel des Tieres überging (Taf. XIII, Abb. 1b, *h*).

1—2 Tage, bei einigen Exemplaren auch erst 3—4 Tage später zeigte sich unmittelbar über dem Häutchen *h* eine helle durchsichtige Stelle *zwr*, die sich deutlich von diesem und dem angrenzenden Gewebe abzeichnete (Taf. XIII, Abb. 1c, *zwr*). Sie war im allgemeinen 2—3, in einzelnen Fällen auch 5 Tage zu erkennen und verschwand dann wieder. Ich gewann ganz den Eindruck, als handelte es sich hier um einen mit einer Flüssigkeit erfüllten Raum, worauf auch die Präparate hindeuteten, wie ich es noch später beschreiben werde.

Weiterhin konnte ich beobachten, wie das dünne Häutchen allmählich stärker wurde und die ehemalige Wundstelle von einem ziemlich gleichmäßig hohen Epithel überzogen schien (Taf. XIII, Abb. 1d, *ep*). Das war, je nachdem ein kleinerer oder größerer Teil des Hinterendes abgeschnitten worden war, früher oder später der Fall, bei einem in der Fig. 2 durch *V—V* bezeichneten Schnitt etwa nach 8—10,

nach einem in der Richtung *VI—VI* geführten Schnitt etwa schon nach 4 Tagen.

Weitere Veränderungen traten in der Regel nicht ein. Das Hinterende blieb bei den meisten meiner Exemplare so stumpf, wie es Abb. 1 d (Taf. XIII) zeigt. In zwei Fällen jedoch, bei jungen, nur schwach ergrünten Dalyellien, denen nur die äußerste Schwanzspitze durch einen Schnitt in der Richtung *VI—VI* (Fig. 2) entfernt worden war, bemerkte ich, daß das Epithel in der Mitte der verwundeten Stelle an Höhe den seitlich angrenzenden Partien gegenüber zunahm und das Hinterende so ein etwas zugespitzteres Aussehen erhielt, wie ich es in Abb. 1 g (Taf. XIII) darzustellen versucht habe. Das Epithel nahm hier eine Form an, wie sie demjenigen an der Schwanzspitze normaler Tiere zukommt. Bei normalen Dalyellien ist das Epithel stets an der hinteren äußersten Körperspitze bedeutend höher als an andern Stellen des Körpers (Fig. 2, Taf. XIII, Abb. 1). Ein Wachstum des ganzen Hinterendes fand nicht statt; von einer Regeneration kann also auch hier nicht gesprochen werden.

Der Wundheilungsvorgang erfolgte bei dem größten Teil der operierten Tiere so, wie es die Abb. 1 a—d (Taf. XIII) zeigen. Bei einer geringen Anzahl von Exemplaren kamen während seines Verlaufes eigentümliche Bildungen zustande, die ich als anormal ansehen möchte. So zeigten sich kleine bläschenförmige Gebilde direkt über der Wunde und gleichfalls in ihrer unmittelbaren Umgebung (Taf. XIII, Abb. 1 b, *bl*). Die ersteren traten in der Regel einige Tage (3—6), die letzteren im Verlauf des ersten Tages nach der Operation auf. Diese Bläschen bildeten sich bei einigen Exemplaren wieder zurück, bei andern konnte ich sie während der Dauer ihres ganzen Lebens beobachten. Ferner entwickelten sich bei einigen Tieren, nachdem die Wundheilung bereits in ganz normaler Weise bis zu dem in Abb. 1 d (Taf. XIII) dargestellten Stadium vor sich gegangen war, noch kegelförmige, kleine Gebilde *ke* (Taf. XIII, Abb. 1 f, *ke*). Auf die Entstehung dieser anormal erscheinenden Bildungen möchte ich erst an einer späteren Stelle eingehen, da zu ihrem Verständnis die bei einer normalen Wundheilung sich abspielenden histologischen Vorgänge zuvor bekannt sein müssen.

Zum Teil mußten die Tiere vor der Operation begattet worden sein; Es kam in einigen Fällen zur Eibildung. Ein am 18. Februar operiertes, schon dunkelgrünes Individuum begann am 5. Mai Eier zu bilden, produzierte innerhalb von 9 Tagen 5 und im Laufe des nächstfolgenden Tages noch 2 weitere Eier. 2 Tage später ging es zugrunde. Bei 2 Dalyellien erschien 2 bzw. 3 Tage nach der Verwundung das erste Ei. Es

wurden hier noch 2 Eier in Abständen von 7 und 14 bzw. 4 Stück in Abständen von 3, 4, 6 und 5 Tagen entwickelt; dann hörte die Eiproduktion auf, möglicherweise, weil weitere Begattungen nicht stattfinden konnten, da die Tiere der genauen Kontrolle über die an der verwundeten Stelle stattfindenden Vorgänge wegen in Einzelkulturen gehalten wurden. Von 3 Exemplaren, die schon vor der Operation 1, 2 bzw. 3 Eier besaßen, erzeugten die beiden ersteren nur noch ein Ei innerhalb von 4 und 6 Tagen; bei dem letzteren sistierte die Eibildung sofort, doch fand ich hier nach 35 Tagen im Parenchym ein merkwürdig geformtes Gebilde (Fig. 3), das ich als eine Eimißbildung ansprechen möchte. Dieses setzte sich zusammen aus sieben verschieden großen, mehr oder weniger rundlichen Teilen, die von einer Schale umgeben waren. Die Schale glich ganz und gar derjenigen normaler Eier. Sie war nur bei dem kleinsten Teil von hellbrauner, bei allen andern Teilen von dunkelbrauner Färbung. Ob dieses Gebilde aus einem einzigen, in der Form stark abgeänderten Ei oder aus mehreren unentwickelten Eiern bestand, ist fraglich.

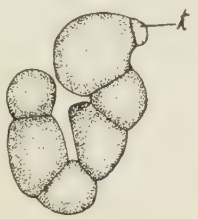


Fig. 3. Eimißbildung von *Dalyellia viridis*.

2. Typhloplana viridata.

Von *Typhloplana viridata* wurde eine Anzahl von ausgewachsenen, zum Teil schon mit Dauereiern versehenen Exemplare operiert (Fig. 4).

1. Entfernte ich das Vorderende mit dem Gehirn durch einen in der Fig. 4 durch *I -I* angedeuteten Schnitt unmittelbar vor dem Pharynx, so wurde der präpharyngeale Abschnitt des Darmes getroffen. Von 10 Tieren gingen 2 sehr bald, die andern erst nach 5—12 Tagen zugrunde. Die abgeschnittenen Kopfstücke unterlagen einem schnellen Zerfall, im Laufe eines Tages.

2. Wurden die Exemplare unmittelbar unterhalb der Geschlechtsöffnung durchschnitten (Fig. 4, *II—II*), so wurden der Darm und ferner der Geschlechtsapparat in seinem zentralen Teile verletzt. Es wurden 10 Exemplare operiert und beobachtet. Die hinteren Fragmente erwiesen sich existenzfähiger als die vorderen. Die ersteren hielten sich bis zu 6 und 12 Tagen; die letzteren lebten höchstens 1—2 Tage.

3. Querdurchschneidungen in der Richtung *III -III* wurden an 12 Exemplaren vorgenommen. Die Kopfstücke blieben 5 -12 Tage am Leben, eines von ihnen sogar 31 Tage. Die kurzen Schwanzstücke gingen nach 1—3 Tagen ein. Bei dieser Art der Schnittführung konnte der Geschlechtsapparat in seinem zentralen Teil nicht mehr getroffen werden,

dagegen wurden noch der Darm und die Dotterstöcke durchschnitten. Das gleiche war der Fall

4. bei einem Schnitt in etwa halber Höhe zwischen Pharynx und hinterer Körperspitze (Fig. 4, *IV—IV*). Von 14 operierten Tieren gingen 2 nach einem Tage ein; die andern lebten 10—15 Tage, 2 von ihnen sogar 25 und 30 Tage. Die abgeschnittenen Schwanzstücke zerfielen innerhalb eines Tages.

Die in der unter 1, 2 und 3 beschriebenen Weise operierten Tiere und die bei einem Querschnitt unmittelbar hinter der Geschlechtsöffnung entstandenen hinteren Fragmente lebten also zum Teil so lange, in zwei Fällen sogar etwas länger als die unter den gleichen Bedingungen gehaltenen normalen Exemplare.

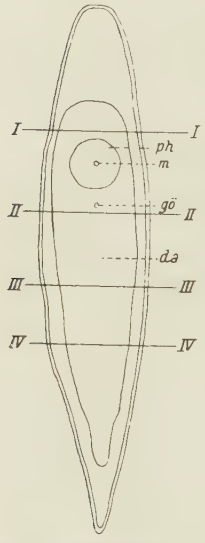


Fig. 4. *Typhloplana viridata*. Schema der Schnittführungen. Abkürzungen wie in Fig. 2.

Auch bei *Typhloplana viridata* fanden keine Regenerations-, sondern nur Reparationsvorgänge statt. Bei allen Objekten, die längere Zeit — mehr als 3 Tage — am Leben blieben, trat eine Wundheilung ein. Diese muß hier viel schneller vor sich gehen als bei *Dalyellia viridis*. 2—3 Tage nach der Operation schien bereits ein neues Epithel über der Wunde ausgebildet zu sein. Die verwundeten Körperenden sahen dann ganz ähnlich so aus, wie es Abb. 1d der Taf. XIII für *Dalyellia viridis* zeigt. Unmittelbar nach der Verwundung wurde auch hier durch Kontraktion des Hautmuskelschlauches eine Verkleinerung der Wunde herbeigeführt. Jedoch trat bei *Typhloplana* bald wieder eine Streckung der Muskeln ein; die Wundfläche fand ich dann von einem feinen Häutchen überzogen. Am nächstfolgenden Tag zeigte sich unmittelbar über dem Häutchen eine helle, durchsichtige Stelle, ähnlich wie bei *Dalyellia viridis* (Taf. XIII, Abb. 1c, *zwr*), die aber am darauffolgenden Tage nicht mehr zu erkennen war. Wahrscheinlich handelte es sich auch hier um einen mit einer Flüssigkeit erfüllten Raum. Aufgefallen ist mir bei *Typhloplana viridata* auch die sofort nach erfolgtem Schnitt eintretende stärkere Grünfärbung in der Umgebung der Wunde, die in der Regel noch am nächsten Tage zu beobachten war. Sie ist auf eine stärkere Anhäufung der Symbionten des Tieres zurückzuführen, die wahrscheinlich auf denselben Ursachen beruht wie bei *Dalyellia viridis*. Mehr als eine Wundheilung erfolgte bei *Typhloplana viridata* in den meisten Fällen nicht.

Nur drei Exemplare, die durch einen Schnitt in der Richtung *IV -IV* (Fig. 4) verstümmelt worden waren, nahmen gleichsam einen Anlauf zur Regeneration des Schwanzendes. Am 4. Tage nach der Operation erschien bei ihnen am Hinterende ein kleiner Kegel über der Wunde, dessen Färbung aber von derjenigen des übrigen Körpers nicht abwich. Er wuchs bei zwei Tieren innerhalb von 2 Tagen, bei dem dritten in 9 Tagen zu einer Größe heran, wie es Abb. 2a der Taf. XIII, *k* zeigt. Weitere Veränderungen traten dann nicht ein, trotzdem die Individuen noch 3, 5 bzw. 11 Tage lebten.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß *Typhloplana viridata* operative Eingriffe besser verträgt als *Dalyellia viridis* und ein etwas größeres Reparationsvermögen besitzt. *Typhloplana* vermag noch dann einige Zeit zu leben, wenn Organe, wie Gehirn, Pharynx, Darm, Geschlechtsorgane verletzt oder entfernt worden sind.

Die Exemplare waren zum Teil, wie ich schon oben erwähnte, zu Beginn der Operation bereits mit einigen Dauereiern versehen. Die Eier blieben in der Regel nach der Verwundung im Körper der Tiere, zum Teil wurden sie jedoch, soweit sie in Körperfragmenten lagen, die die Geschlechtsöffnung besaßen, abgelegt. Bei einigen Individuen wurden neue Dauereier gebildet. So erzeugten zwei Exemplare, denen der Kopf durch einen Schnitt in der Richtung *I—I* (Fig. 4) abgetrennt worden war, 1 bzw. 2 Dauereier. Ferner bildeten zwei Tiere, die durch einen in der Fig. 4 durch *IV—IV* angedeuteten Schnitt das Hinterende verloren hatten, ein Dauerei aus. Bei einem in dieser Weise operierten Objekt wurde eine größere Anzahl von Eiern — 13 — entwickelt. Ich habe in der Tabelle C angegeben, wann bei diesem die Eier gebildet, ferner zu welcher Zeit und in welcher Zahl sie abgelegt wurden.

Diese Tabelle zeigt eine ziemlich weitgehende Übereinstimmung mit der Tabelle B. Es geht daraus wenigstens soviel hervor, daß *Typhloplana* nach Entfernung des Hinterendes in etwa halber Höhe zwischen Genitalöffnung und hinterer Körperspitze, bei der der Geschlechtsapparat nur geringe Einbußen erleidet, in der Eiproduktion ohne Unterbrechung fortfahren kann.

Über die Eibildung von operierten Exemplaren von *Mesostoma Ehrenbergii* macht Bresslau (1913, S. 312 und 313) folgende Angaben: »Ob der Genitalapparat in dem vorderen Teilstück verbleibt oder nicht, ist für dessen Existenz ohne Belang. Fehlt er, so bleibt das Tier steril, da eine Regeneration nicht stattfindet. Ist dagegen sein zentraler Teil noch vorhanden, wird die Geschlechtstätigkeit nicht unterbrochen. Die operierten Tiere fahren ruhig in der Eiproduktion fort, selbst wenn ihnen bei Führung des Operationsschnittes unmittelbar hinter der Geschlechtsöffnung der halbe Körper entfernt wird.«

Tabelle C. Bildung und Ablage von Dauereiern bei einem operierten Exemplar von *Typhloplana viridata*.

Datum	Zahl der im Körper vorhandenen Eier	Zahl der jeweilig abgelegten Eier
18. August (Tag der Operation)	3	—
20. August	—	3
21. »	1	—
29. »	2	—
31. »	3	—
1. September	—	3
2. »	1	—
3. »	2	—
5. »	3	—
7. »	4	—
9. »	5	—
12. »	6	—
13. »	—	6
14. »	2	—
17. »	3	—
20. »	4	—
21. » †	4	—

3. Rhynchomesostoma rostratum.

Über die Regenerationsfähigkeit von *Rhynchomesostoma rostratum* habe ich wegen Mangels an Material nur sehr wenig Beobachtungen gemacht. Die Operationen wurden in verschiedener Weise an geschlechtsreifen Tieren vorgenommen. Die wenigen Versuche zeigten jedoch, daß *Rhynchomesostoma rostratum* ein wesentlich stärkeres Reparationsvermögen zukommt als *Dalyellia viridis* und *Typhloplana viridata*. Aus diesem Grunde will ich ganz kurz die einzelnen Versuche mit ihren Ergebnissen anführen.

1. Zwei Exemplaren wurde der Kopf unmittelbar hinter den Augen abgetrennt (Fig. 5a, *I–I*). Bereits am nächstfolgenden Tage war ein neues Epithel über der Wunde ausgebildet. Die Tiere gingen nach 5—8 Tagen ein. Mehr als ein Wundverschluß konnte an ihnen nicht festgestellt werden.

2. Durch einen Schnitt auf etwa halber Höhe zwischen Augen und Pharynx (Fig. 5a, *II–II*) wurde bei drei Individuen ein größerer Teil des Vorderendes entfernt. Nach 1—2 Tagen zeigten diese am verletzten Körperende einen kleinen Kegel, wie er in der Fig. 5b wiedergegeben ist. Ein weiteres Wachstum dieser Kegel fand nicht statt. Zwei dieser Exemplare lebten 3, das andere existierte noch 14 Tage.

3. Von zwei Tieren, die kurz hinter der Genitalöffnung durchschnitten wurden (Fig. 5a, *III—III*), gingen die hinteren Fragmente im Laufe eines Tages ein. Die beiden vorderen Teilstücke blieben 8 und 13 Tage am Leben. Bei einem von ihnen entstand in 3 Tagen ein kleiner Kegel, wie ihn die Fig. 5c zeigt. Bei dem andern wuchs in 5 Tagen ein kleiner, spitzer Kegel aus (Fig. 5d). Weitere Veränderungen traten nicht ein.

4. Querdurchschneidungen in der Richtung *IV—IV* (Fig. 5d) wurden an vier Exemplaren ausgeführt. Es wurden nur die vorderen

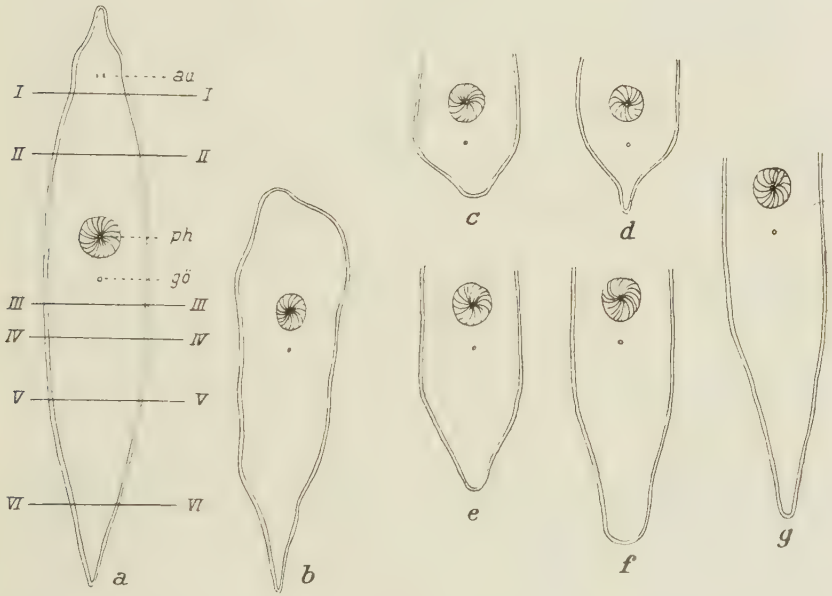


Fig. 5. *Rhynchomesostoma rostratum*. Abkürzungen wie in Fig. 2. a) Schema der Schnittführungen. b) Hinteres Fragment nach einem Schnitt *II—II*. c) und d) Hinterende vorderer Fragmente nach einem Schnitt *III -III*. e) und f) Hinterende vorderer Teilstücke nach einem Schnitt *IV—IV*. g) Neugebildetes Hinterende nach einem Schnitt *V—V* oder *VI—VI*.

Fragmente weiter beobachtet. Zwei von ihnen gingen sofort ein. Von den beiden andern bildete eines in 5 Tagen einen ziemlich großen (Fig. 5e), das andre in 11 Tagen einen noch größeren Kegel (Fig. 5f). Weitere Wachstumsvorgänge waren nicht zu erkennen. Diese beiden Teilstücke gingen erst nach 13 bzw. 12 Tagen zugrunde, lebten also nach der Operation 18 bzw. 23 Tage.

5. Nach einer Amputation des Hinterendes durch einen in der Fig. 5a durch *VI—VI* angegebenen Schnitt gingen von vier Exem-

plaren zwei sofort ein; die andern bildeten in 4 und 5 Tagen ein neues Hinterende, das einem normalen bis auf die abgestumpfte Schwanzspitze vollkommen glich (Fig. 5g). Diese beiden Individuen hielten sich noch 8 und 13 Tage. — Eine solche Erneuerung des entfernten hinteren Körperabschnittes fand gleichfalls bei einem Tier statt, das in der Richtung *V—V* (Fig. 5a) durchschnitten war. Es wurden hier 6 Tage dazu gebraucht. Nach weiteren 6 Tagen war das Exemplar tot.

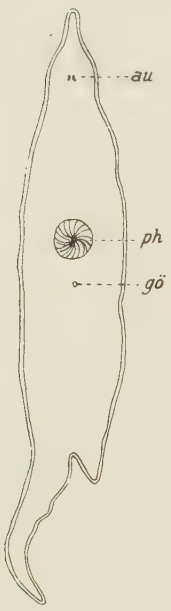


Fig. 6. *Rhynchomesostoma rostratum*. Mißbildung des Hinterendes. Abkürzungen wie in Fig. 2.

Ich möchte an dieser Stelle noch erwähnen, daß ich im Teich ein Individuum mit einem eigentümlich gestalteten Hinterende aufgefunden habe. In der Fig. 6 habe ich es schematisch dargestellt. Für die Entstehung dieses Hinterendes gibt es zwei Möglichkeiten. Entweder handelt es sich hier um eine bei der Embryonalentwicklung entstandene Mißbildung oder aber um eine späterhin durch eine Verletzung hervorgerufene Verunstaltung des Schwanzes. Ich möchte das letztere für wahrscheinlicher halten.

III. Histologische Untersuchungen an Dalyellia viridis mit besonderer Berücksichtigung des Integuments, der Hautmuskeln und des Mesenchyms.

Ehe ich zur Darstellung meiner Befunde über die Wundheilung, wie ich sie an Schnittpräparaten gewonnen habe, übergehe, möchte ich etwas über die Histologie von *Dalyellia viridis* vorausschicken. Ich habe nur diejenigen Gewebe untersucht, deren Reparation bei einem Wundheilungsvorgang möglicherweise in Frage käme, besonders das Epithel, ferner die Basalmembran, den Hautmuskelschlauch, das Mesenchym und die Hautdrüsen.

1. Epithel.

Das Epithel von *Dalyellia viridis* ist am lebenden Objekt durchsichtig und farblos. Auf meinen Schnitten ist es ventral etwas und am Vorder- und Hinterende bedeutend höher als dorsal. Es weist hier die $1^1/_2$—2fache Höhe des dorsalen Epithels auf. Beim vollständig ausgewachsenen Tier sind die Zellen des Integumentes im allgemeinen fast so hoch wie breit (Fig. 7), nur an den beiden Körperenden sind typische

Zylinderzellen vorhanden (Fig. 17). Die Zellen sind polygonal umgrenzt und stoßen mit glatten Wänden aneinander, wie es aus Längs- und Tangentialschnitten hervorgeht (Fig. 7 und 8). Plasmabrücken, wie sie von Francotte (1883) für *Phaenocora benedeni*, Fuhrmann (1894, S. 274) für *Phaenocora unipunctata* und N. v. Hofsten (1907, S. 461) für *Dalyellia expedita*, *D. ornata* und *D. triquetra* angegeben werden, habe ich nicht feststellen können. Die Cilien sind über die ganze Körperfläche verteilt und nach Beobachtungen am lebenden Tiere gleichmäßig lang. Starre Tasthaare, die nach den Untersuchungen von Meixner (1915, S. 482) mehreren Dalyelliiden, so *Dalyellia expedita* am Vorderende, *D. armigera* und *D. kupelwieseri* außerdem noch an der Spitze des Schwanzes zukommen, fehlen hier. Das Wimperkleid ist außerordentlich dicht. Die Basalkörperchen liegen so eng aneinander, daß sie noch auf 2–3 μ dicken Längsschnitten durch das Epithel bei schwächeren Vergrößerungen den Eindruck einer ununterbrochenen Reihe erwecken. Erst bei Anwendung stärkerer Vergrößerungen sind die einzelnen Basalkörperchen voneinander zu unterscheiden (Fig. 7). Auf Tangentialschnitten treten sie deutlicher hervor (Fig. 8); die Wimpern sind in nahezu parallelen, häufig miteinander anastomosierenden Längsreihen angeordnet, die von einer Zelle auf die andre übergehen. Je zwei Basalkörperchen einer Längsreihe stehen durch einen sehr zarten Plasmafaden *lv* (Fig. 8) miteinander in Verbindung.

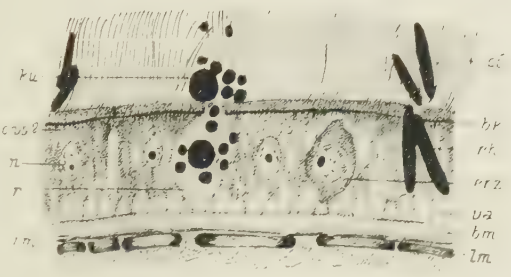


Fig. 7. Epithel eines ausgewachsenen Exemplares von *Dalyellia viridis*. *bk* Basalkörperchen; *bm* Basalmembran; *ci* Cilien; *cws* Cilienwurzelschicht; *erz* Ersatzzelle; *kv* kugelförmige Einschlüsse; *lm* Längsmuskeln; *n* Kern; *r* ovaler Raum; *rh* Rhabdit; *rm* Ringmuskeln; *va* Vacuole. Vergr. 1:1800.

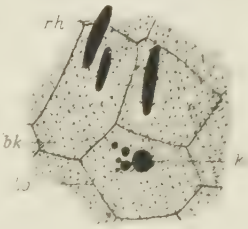


Fig. 8. Querschnitt durch die Basalkörperchenschicht. *lv* Längsverbindung. Vergr. 1:1800. Die übrigen Abkürzungen wie in Fig. 7.

Eine Anordnung der Cilien in Längsreihen wird ebenfalls von N. v. Hofsten (1907, S. 461) für die von ihm untersuchten *Dalyellia*-Arten, ferner von Luther (1904, S. 13—16) für die Eumesostominen beschrieben. Luther beobachtete außer den Längsverbindungen noch feine Querverbindungen zwischen je zwei Basalkörperchen zweier benachbarter Reihen. Bei *Dalyellia viridis* habe ich solche nicht wahrgenommen. Luther glaubt, daß die Bedeutung dieser »An-

ordnung in Längsreihen darin liegt, daß hierbei der sukzessive Schlag der hintereinander stehenden Cilien besser geregelt wird« und vermutet, daß »bei dieser Regulierung die Längsverbindungen eine Rolle spielen, die Querverbindungen ferner eine Koordinierung der Bewegung innerhalb der einzelnen Längsreihen zu queren Wellen vermitteln«.

N. v. Hofsten (1907, S. 461) bemerkte bei stärkerer Vergrößerung von den Basalkörperchen nach einwärts abgehende Fasern. Nach seinen Beobachtungen sind »die Fasern äußerst kurz und die von ihnen gebildete Schicht, die Flächenschicht oder die Schicht der Cilienwurzeln daher sehr niedrig«. Bei *Dalyellia viridis* war mir der Nachweis einzelner solcher Fasern nicht möglich. Doch fand ich auf allen meinen Präparaten stets eine sehr niedrige, dunkler gefärbte Zone (Fig. 7. *cws*) unmittelbar unter der Basalkörperschicht vor und halte es für möglich, daß diese die Cilienwurzeln darstellt, die wegen ihrer Zartheit und Dichte nicht deutlich voneinander zu unterscheiden sind.

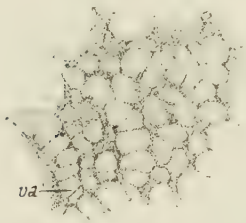


Fig. 9. Querschnitt durch die Schicht der basalen Vacuolen. Vergr. 1:1800. *va* Vacuole.

Das Plasma weist eine feine, senkrecht zur Längsachse der Zellen gerichtete Streifung auf. In ihrem basalen Teil besitzen die Epithelzellen eine Schicht großer, eng aneinander liegender Vacuolen *va* (Fig. 7 und 8), wie sie auch von N. v. Hofsten (1907, S. 461) für andere Dalyelliiden beschrieben wird. Ein Querschnitt durch diese Vacuolenschicht ist in der Fig. 9 wiedergegeben. Die Wände der Vacuolen stellen hier ein unregelmäßiges Maschenwerk dar. Der Kern *n* der Epithelzellen erscheint auf Längsschnitten rundlich oder oval, je nach ihrer Höhe (Fig. 7 und 8); in den Cylinderzellen des Vorder- und Hinterendes ist er langgestreckt (Fig. 17 und 19).

Im Epithel sind adenale Rhabditen, d. h. Rhabditen, deren Bildungszellen im Mesenchym liegen, anzutreffen. Sie liegen in Gruppen von 2—5 Stück zusammen, wie es v. Graff (1882, S. 352) angibt, und haben die Form von an beiden Enden abgerundeten Stäbchen; sie sind meist kürzer oder höchstens ebenso lang wie die Epithelzellen (Fig. 7, 10, 17, 19). Nach meinen Beobachtungen sind die Rhabditen dorsal in größerer Zahl vorhanden als ventral und fehlen nur an einer Stelle der vorderen Körperspitze unmittelbar über der Ausmündungsstelle der dorsalen Schleimdrüsengruppe, auf die ich erst späterhin zu sprechen komme. N. v. Hofsten hat die Stäbchen bei anderen Dalyellien am vorderen Körperende besonders reichlich vorgefunden (1907, S. 464). Luther stellte bei Eumesostominen fest, daß die Rhammiten in Kanälchen liegen, die die Epithelzellen in ihrer ganzen Längsausdehnung durch-

setzen, und gibt überzeugende Abbildungen für *Mesostoma ehrenbergii* und *Bothromesostoma essenii* (1804, S. 21 und 22: Taf. I. Abb. 5 und 6). Nach Reisinger (1925, S. 239) werden bei *Dalyellia styriaca* »die Epithelzellen von den Ausfuhrwegen der Rhabditenbildungszellen durchbohrt, welche dieselben meist in der Zweizahl von der Basis bis zur freien Fläche der Zelle mit gleichmäßiger, etwa 1—1,3 μ im Durchmesser betragender Lichtung durchziehen«. Ich fand bei *Dalyellia viridis* die Rhabditen nicht in bestimmten Kanälchen, sondern unregelmäßig nebeneinander in Vacuolen liegend vor (Fig. 7). Die Räume, die die Stäbchen einnehmen, müssen sofort wieder geschlossen werden, wenn die Rhabditen ausgestoßen werden. Auf meinen Präparaten waren Lücken im Epithel, die auf ein ehemaliges Vorhandensein von Stäbchen hindeuten könnten, nicht wahrzunehmen.

Die sogenannten »wasserklaren Räume«, wie sie für die meisten Rhabdocoeliden angegeben werden (v. Graff 1904—1908, S. 2023 bis 2024) und als Schleimpfröpfe gedeutet worden sind, konnte ich an meinen Schnittserien nicht feststellen. Zwar sah ich auch häufig ovale Räume in den Epithelzellen (Fig. 7, *r*), die deren ganze Höhe einnahmen, sich nach außen öffneten und so ganz die Form der »wasserklaren Räume« besaßen; jedoch fand ich sie immer erfüllt von größeren und kleineren kugeligen Gebilden *ku*, die sich mit Heidenhain tiefschwarz, mit Mallory rötlich färbten.

Die Dalyellien haben die Fähigkeit, sich mit dem hinteren Körperende an Gegenständen festzuhalten. Im Plasma der Epithelzellen der Schwanzspitze, hauptsächlich in den terminalen und ventralen, bemerkte ich bei *Dalyellia viridis* nebeneinander zahlreiche große, 0,5—0,6 μ breite und 1,5—1,6 μ lange Stäbchen und kleinere von einer Länge von 0,8—1 μ und einer Breite von 0,15—0,2 μ (Fig. 17 und 19), die sich bei einer Färbung mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain schwarz tingierten, häufig aber auch ungefärbt blieben. Meine Befunde weichen nur wenig von denen von N. v. Hofsten ab. Dieser beobachtete an Vertretern der Gattung *Dalyellia* und *Castrella* (*Dalyellia expedita*, *D. ornata*, *D. triquetra*, *Castrella truncata*) im Epithel der hinteren Körperspitze gleichfalls Stäbchen von zwei verschiedenen Dimensionen, größere von 2,4—4 μ Länge und 0,7—0,85 μ Breite und kleinere, nur 1—1,2 μ lange. Es sollen hier in jeder Zelle sowohl die größeren als auch die kleineren vorkommen; doch sollen die ersteren in den ventralen, die letzteren in den dorsalen Zellen überwiegen (1907, S. 466). Mittels der mit diesen Stäbchen angefüllten Epithelzellen erfolgt die Anheftung des Tieres, wobei die Zellen sich zu Haftpapillen vorwölben können. Die

Stäbchen sollen das Klebemittel liefern. Es handelt sich hier um das Sekret der im Mesenchym liegenden »Klebdrüsen«.

Die von LUTHER (1904, S. 17 und 18) für *Bothriomesostoma essenii* näher beschriebenen und als »Ersatzzellen« bezeichneten Zellen im Epithel kommen auch *Dalyellia viridis* zu. Sie sind häufig sehr zahlreich. N. v. HOFSTEN (1907, S. 462) fand sie gleichfalls bei den von ihm untersuchten Dalyellien. Auf meinen Schnitten traten sie sehr deutlich bei der Doppelfärbung HEIDENHAIN-Eosin hervor, die Anwendung von Thionin mit nachfolgendem Eosin gab bei mir keine besseren Bilder. Nach LUTHER erfolgt durch die Ersatzzellen eine Vermehrung der Epithelzellen: »Es ist deutlich, daß diese kleinen Zellen — ich will sie als Ersatzzellen bezeichnen — allmählich zu großen heranwachsen. Sie werden hierbei teils bei dem Wachstum des Tieres für die Vergrößerung des Epithels sorgen, teils wohl auch in der einen oder anderen Weise zugrunde gegangene Zellen ersetzen«. Es ist mir auch außerordentlich wahrscheinlich, daß die Zellen diesem Zwecke dienen. Ich konnte bei *Dalyellia viridis* alle Übergänge von der kleinen, sehr dunkel gefärbten rundlichen Zelle bis zur fertig ausgebildeten Epithelzelle beobachten (Fig. 10a—d). Die kleinsten Zellen machen ganz den Eindruck von Wanderzellen. Sie liegen eingekeilt zwischen den Epithelzellen, stehen mit der Basalmembran noch nicht in Zusammenhang und reichen an die Oberfläche des Epithels noch nicht heran (Fig. 10a). Nach meiner Auffassung geht die Umwandlung der Ersatzzellen in Zellen des Integumentes folgendermaßen vor sich. Die Zellen bilden zunächst nach der Basalmembran zu feine Fortsätze aus (Fig. 10a und b). Diese treten mit der Membran in Verbindung und lassen zwischen sich die basale Vacuolenreihe, wie sie den normalen ausgewachsenen Epithelzellen zukommt, entstehen (Fig. 10c und d). Gleichzeitig wachsen die Ersatzzellen nach außen hin vor, erreichen allmählich die Oberfläche des Epithels, drängen die neben ihnen liegenden Zellen zunächst etwas auseinander und beginnen mit der Ausbildung der Cilien (Fig. 10c). Sie nehmen dann weiter an Größe zu, wobei sie die benachbarten Elemente immer mehr auseinander schieben, bis sie die Größe und Form normaler Epithelzellen erreicht haben (Fig. 10d). Während dieses Wachstumprozesses treten im Plasma der Zellen zunächst kleine, dann nach und nach größere Vacuolen auf, das Tinktionsvermögen nimmt dementsprechend ab.

Der Ursprung der Ersatzzellen ist nicht sicher. LUTHER äußert sich darüber (1904, S. 17) folgendermaßen: „Man könnte daran denken, daß aus dem Mesenchym indifferente Zellelemente — ‚Stammzellen‘

(Keller) auswandern und sich zwischen die Epithelzellen drängen würden. Dabei stehen jedoch der Hautmuskelschlauch und die Basalmembran hindernd im Wege, und ich konnte nirgends etwas entdecken, was auf eine Durchbrechung derselben deuten würde. Ihre Herkunft ist also anderswo zu suchen. Embryonal besitzen unsere Tiere ein gleichmäßiges, fast kubisches Pflasterepithel. Schon an ganz jungen, eben ausgeschlüpften Tieren tritt jedoch der Unterschied zwischen Ersatzzellen und andern Zellen hervor. Es ist wohl möglich und diese Er-

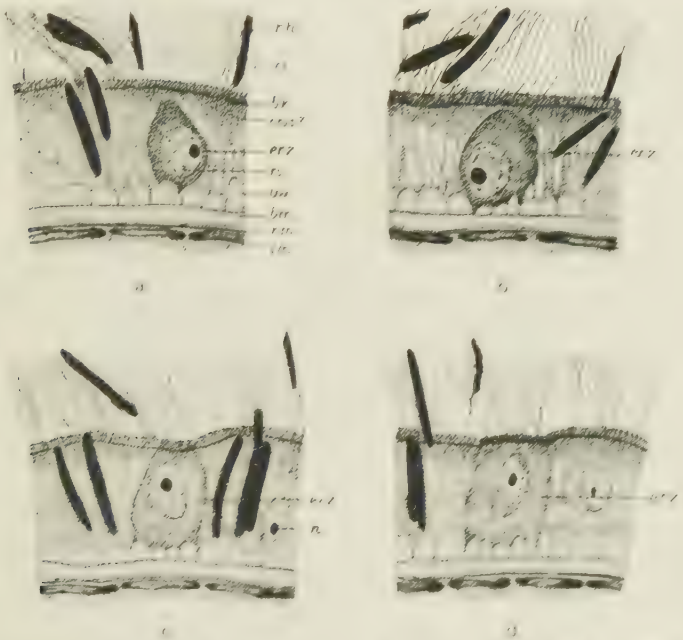


Fig. 10. Umwandlung von Ersatzzellen in Epithelzellen [illegible] 1:1800. Die übrigen Abkürzungen wie in Fig. 7

klärung dünkt mir die wahrscheinlichste daß ein Teil der Elemente des embryonalen Epithels teilweise in der Entwicklung zurückbleibt und als Ersatzzellen zwischen die übrigen Zellen eingekeilt, für [illegible] Bedarf aufgehoben wird. Wenn die Ersatzzellen wirklich Relikte des embryonalen Epithels wären, so wäre zu erwarten, daß sie im Integument frisch geschlüpfter Tiere außerordentlich zahlreich vorhanden wären. Demgegenüber muß ich jedoch hervorheben, daß ich bei frisch geschlüpften Exemplaren von *Dalyellia viridis* gar keine Ersatzzellen habe auffinden können. Die Epithelzellen machen hier einen wesentlich andern Eindruck als bei ausgewachsenen Dalyellien (Fig. 11).

sind etwa nur $^1/_2$mal so hoch, ihr Querdurchmesser ist der gleiche. Die basale Schicht der großen Vacuolen ist noch nicht entwickelt, an ihrer Stelle finden sich sehr zahlreiche kleine, dicht nebeneinander liegende Vacuolen (*vv*). Die Epitheleinschlüsse, die Rhabditen (*rh*), die kugelförmigen Gebilde (*kg*), ebenso die Kleinstäbchen, deren Größenunterschied noch nicht deutlich hervortritt, sind schon vorhanden. Es ist auffallend, daß die Cilien bereits ihre endgültige Länge besitzen. Bei Dalyellien, die 7 Tage nach dem Schlüpfen fixiert wurden, fand ich Ersatzzellen im Epithel in ganz geringer Zahl auf.

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, daß die von LUTHER über die Herkunft dieser Zellen geäußerte Vermutung wenigstens nicht für *Dalyellia viridis* zutreffen kann. Möglicherweise wandern hier doch Zellen aus dem Mesenchym in das Epithel ein. Auf den wenigen Präparaten, die mir von jungen Tieren vorlagen, habe ich Einwanderungen

Fig. 11. Epithel eines frischgeschlüpften Tieres. Vergr. 1:1800. Abkürzungen wie in Fig. 7.

nicht feststellen können. Auch bei älteren ausgewachsenen Dalyellien habe ich embryonale Zellen die Basalmembran niemals durchbrechen sehen. Es würde wohl, falls Einwanderungen überhaupt stattfinden, vom Zufall abhängig sein, gerade den richtigen Zeitpunkt zu treffen. Anzunehmen wäre dann, daß die größte Zahl der Zellen auf noch frühen Altersstadien, zur Zeit des stärksten Wachstums, in das Epithel eindringt. Daß der Hautmuskelschlauch und die Basalmembran ein großes Hindernis darstellen würden, möchte ich nicht für wahrscheinlich halten. Das Netz des Hautmuskelschlauches ist nicht so eng, daß sich die Zellen nicht hindurchdrängen oder hindurchgedrängt werden konnten. Es erscheint mir auch nicht ausgeschlossen, daß die Basalmembran von nachgiebiger Beschaffenheit ist; ich komme darauf später noch einmal zurück. Erwähnen möchte ich hier, daß von BARTSCH (1923, S. 211 bis 212, Taf. VIII, Fig. 56 und 57) bei Planarien Einwanderungen von Rhabditenzellen ins Epithel, bei denen die Membran durchbrochen wurde, beobachtet worden sind.

2. Basalmembran.

Die Basalmembran war auf meinen Präparaten immer deutlich zu erkennen. Bei Färbung mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain erschien sie gelblich, bei der Dreifachfärbung nach Mallory blau. Ihre Dicke beträgt nach meinen Schnitten beim ausgewachsenen Tier ungefähr $^1/_{10}$ der Höhe des Integumentes (Fig. 7). Bei frisch geschlüpften Dalyellien ist sie zarter, ungefähr nur $^1/_3$ so dick (Fig. 11). Am Schwanzende ist die Basalmembran stets auffallend dünn und erscheint als ein feines Häutchen (Fig. 17 und 19). Eine Struktur habe ich nicht feststellen können. Ich fand nur sehr häufig kleine Vacuolen. Ein gleiches gibt Luther für *Tetracelis marmorosum* an (1904, S. 25). Die unmittelbar an das Epithel angrenzende Schicht der Basalmembran ist stets etwas dunkler gefärbt.

3. Hautmuskelschlauch.

L. v. Graff erkannte bereits (1882, S. 65) bei *Dalyellia viridis* im Hautmuskelschlauch eine äußere Ring- und eine innere Längsmuskelschicht. Nach meinen Beobachtungen ist die Zusammensetzung des Hautmuskelschlauches hier ganz so, wie sie von Reisinger für *Dalyellia styriaca* beschrieben wird (1925, S. 239). Er besteht auch hier aus einer äußeren Lage zahlreicher Ringmuskeln, einer inneren ebenfalls zahlreicher Längsmuskeln und zwei mittleren Lagen spärlicher Diagonalmuskeln. Die Diagonalmuskeln kreuzen sich hier gleichfalls unter einem Winkel von annähernd 90° und verlaufen gegen die Längs- und Ringmuskeln unter einem Winkel von etwa 45°. Sämtliche Muskeln sind bandförmig. Die Ringmuskeln sind sehr schmal, etwa 1—1,5 μ breit. Die Diagonalmuskeln fand ich 2—3 mal so breit wie diese. Die Längsmuskeln haben nach Angaben von L. v. Graff (1882, S. 66) die 5—9fache Breite der Ringmuskeln. Die letzteren liegen um das 2—3fache, die ersteren um das $^1/_3$—$^1/_5$fache ihrer eigenen Breite voneinander entfernt. Die Längsmuskeln sind häufig verzweigt. Auf der Ventralseite sind sie kräftiger als auf der Dorsalseite: sie sind hier zwar nicht breiter, aber annähernd doppelt so dick. Die Diagonalfasern finden sich meist paarweise in größeren Abständen voneinander.

4. Mesenchym.

Den Bau des Mesenchyms konnte ich an Quetschpräparaten nicht feststellen. Die Meinung, die ich über das Bindegewebe gewonnen habe, beruht ganz auf Untersuchungen an Schnittserien. Es besteht allem

Anschein nach beim ausgewachsenen Tier zur Hauptsache aus sehr großen, unregelmäßigen, abgerundeten, dicht aneinanderstoßenden Zellen, die sehr stark vacuolisiert sind und fast nur noch randständiges, den Kern umschließendes Plasma besitzen. Auf Schnitten hat man den Eindruck eines zarten Maschenwerkes mit eingelagerten Kernen. An günstigen Stellen sind die Grenzen der Zellen ganz deutlich zu erkennen (Fig. 12, *mez*). Die die Vacuolen erfüllende Flüssigkeit ist auf den Präparaten an ihrem Gerinnungsprodukt (*pe*), einer sehr feinkörnigen, unregelmäßig gestalteten Substanz, zu erkennen. Die Lückenräume zwischen den Zellen werden von der perivisceralen Flüssigkeit eingenommen. Dem Hautmuskelschlauch innen, der Darmmuskulatur außen anliegend, zwischen den Darmepithelzellen an deren Basis, in der Umgebung des Geschlechtsapparates und auch sehr vereinzelt frei in der Perivisceralflüssigkeit finden sich kleine rundliche oder spindelförmige Zellen von deutlich embryonalem Charakter mit einem verhältnismäßig großen Kern und wenig stark färbbarem Plasma, die sogenannten »freien Bindegewebszellen«. Aus solchen Zellen denke ich mir die großen Zellen des Mesenchyms durch einen starken Vacuolisierungs- und Wachstumsvorgang entstanden

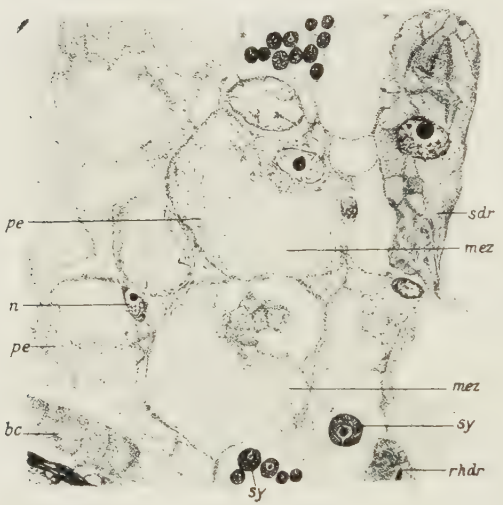


Fig. 12. Mesenchym eines ausgewachsenen Exemplares. *bc* Bursa copulatrix; *mez* Mesenchymzelle; *n* Kern; *pl* Flüssigkeit; *rhdr* Rhabditendrüse; *sdr* Schleimdrüse; *sy* Symbiont. Vergr. 1 : 800.

Für eine solche Auffassung spricht die Beschaffenheit des Mesenchyms ganz junger Exemplare. Es besteht hier nach meinen Beobachtungen aus zahlreichen »freien Bindegewebszellen«, die auch hier wieder hauptsächlich in der Umgebung des Darmes und unter dem Hautmuskelschlauch anzutreffen sind, aus größeren, ziemlich stark, bei weitem aber nicht in dem Maße wie beim ausgewachsenen Tier vacuolisierten Zellen und aus Zellen, die alle Übergangsstadien von den ersteren zu den letzteren erkennen lassen. In der Fig. 13 ist ein Teil des Mesen-

chyms zwischen Darm und Integument von einem frisch geschlüpften Tier im Schnitt wiedergegeben; $\ddot{u}_3$ stellt eine in der Differenzierung am weitesten fortgeschrittene Zelle des Mesenchyms dar, $\ddot{u}_1$ und $\ddot{u}_2$ sind Übergangszellen von den freien Bindegewebszellen *bz* zu Zellen von dem Charakter der Zelle $\ddot{u}_3$. Bei etwas älteren Tieren sind die freien Bindegewebszellen schon in der Minderzahl vorhanden, die größeren vacuolisierten Zellen überwiegen und sind mit größeren Vacuolen versehen. Es bietet sich kein Hindernis, sich an diesen Zellen die Volumenzunahme und den Vacuolisierungsprozeß so weit fortgesetzt zu denken, bis ein Mesenchym entsteht, wie es die ausgewachsenen Dalyellien besitzen. Diese meine Auffassung von der Entwicklung des Mesenchyms stützt sich auf die älteren Angaben von L. v. Graff (1878, S. 463—464) und die neueren von K. v. Haffner (1925, S. 60) im Zusammenhang mit den Untersuchungen über die Symbiose von *Dalyellia viridis* angestellten Beobachtungen über den Ursprung der Perivisceralflüssigkeit.

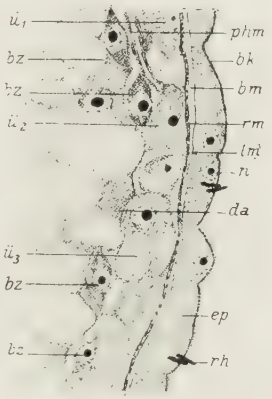


Fig. 13. Mesenchym eines frischgeschlüpften Tieres. *bz* freie Bindegewebszelle; *da* Darm; *ep* Epithel; *phm* Pharynxmuskel; *ü* Übergangszelle. Vergr. 1 : 1200. Die übrigen Abkürzungen wie in Fig. 7.

L. v. Graff hat den soeben angedeuteten Vorgang der Volumenvergrößerung und Vacuolisierung an den freien Zellen der Bindesubstanz lückenlos verfolgen können und eingehend beschrieben. K. v. Haffner fand seine Darstellung in fast allen Einzelheiten für die freien Bindegewebszellen, die die Symbiontenträger bilden, bestätigt. Beide Autoren stellten fest, daß die Flüssigkeit in den Vacuolen der Zellen von gleicher Beschaffenheit sei wie die Perivisceralflüssigkeit und nehmen daher an, daß letztere ganz oder teilweise von den freien Bindegewebszellen bei ihrem Zugrundegehen geliefert wird. L. v. Graff äußert sich folgendermaßen: »Solche Zellen« — d. h. Zellen, »die eine große, von ganz dünner Plasmaschicht überzogene Flüssigkeitsmasse darstellen, die an einer Seite den beiseite gedrängten und vom Reste der Plasmamasse umgebenen Kern als bloßes Anhängsel trägt«, — »verändern dann bei jeglicher Körperbewegung ihre Form und scheinen jeden Augenblick platzen und ihren Inhalt in das Cölom ergießen zu sollen.«

Ich habe auf meinen Schnitten häufig Maschen, die ich zu ganzen Zellen nicht mehr ergänzen konnte, aufgefunden, daneben auch freie Kerne. Wahrscheinlich stellen sie Überreste geplatzter Mesenchymzellen dar.

Eine Vermehrung der freien Bindegewebszellen scheint nur bei jungen Tieren vorzukommen. Ich konnte häufig bei Exemplaren, die

wenige Tage (bis zu 7) nach dem Schlüpfen fixiert worden waren, Mitosen auffinden, sah sie dagegen nie bei älteren, schon ergrünten und bei vollständig ausgewachenen Dalyellien, die ich daraufhin untersuchte. In den Teilungsfiguren fand ich vier Chromosomen (Fig. 14a und b). Diese Zahl ist bereits von Lepeschkin (1910) für *Dalyellia viridis* festgestellt worden. Er wies für die Zellen der somatischen Reihe sowie für diejenige der Spermatogonien zwei große und zwei kleine Chromosomen nach.

Die freien Bindegewebszellen sind als Bildner des Mesenchyms und der perivisceralen Flüssigkeit zweifellos von großer Bedeutung. Doch finden sie noch in andrer Art Verwendung. Ich hoffe, späterhin zeigen zu können, daß sie bei Reparationsvorgängen eine wichtige Rolle spielen. Möglicherweise erfolgt durch sie die Vermehrung und der Ersatz der Epithelzellen, indem sie in das Epithel einwandern und zu Ersatzzellen werden. Ihre Lage unter dem Hautmuskelschlauch könnte für eine solche Vermutung sprechen; ferner haben die Ersatzzellen im Epithel auffallende Ähnlichkeit mit den freien Bindegewebszellen.

Fig. 14. Freie Bindegewebszellen in Teilung. (7 Tage nach dem Schlüpfen.) Vergr. 1 : 1800.

Für die physiologischen Vorgänge ist das Mesenchym bei den Rhabdocoelen von großer Wichtigkeit. In ihnen speichern sich Reservestoffe und sammeln sich Endprodukte des Stoffwechsels (Böhmig 1886, S. 301; Fuhrmann 1894, S. 247; Luther 1904, S. 39; v. Graff 1878, S. 463). K. v. Haffner (1925, S. 56) hat in den Symbiontenträgern von *Dalyellia viridis* Fettkügelchen nachgewiesen.

5. Hautdrüsen.

Im Mesenchym eingebettet, in mehr oder weniger großer Entfernung vom Hautmuskelschlauch liegen bei den meisten Rhabdocoeliden zahlreiche einzellige, mit großem Kern versehene Drüsen, die in das Epithel ausmünden und aus diesem Grunde als »Hautdrüsen« zusammengefaßt worden sind (Böhmig 1890, S. 44). Die von Böhmig gleichfalls mit diesem Namen bezeichneten Drüsen, die zu bestimmten Organen gehören, aber ihre Ausmündungen an der Körperoberfläche haben, z. B. in der Umgebung des Porus genitalis oder des Mundes, werden heute nicht mehr mit dazu gerechnet. Bei den Dalyellien sind bisher drei Arten von Hautdrüsen unterschieden worden, Schleimdrüsen, Rhabditendrüsen und Klebdrüsen (v. Hofsten 1907, S. 462; Meixner 1915, S. 483; Reisinger 1925, S. 239 und 242).

a) Schleimdrüsen.

Nach den Angaben von Meixner (1915, S. 483) und Reisinger (1925, S. 242) sind Schleimdrüsen bei den Dallyellien im allgemeinen recht spärlich entwickelt. Bei *Dalyellia viridis* sind sie hingegen in ziemlich großer Zahl anzutreffen. L. v. Graff (1882, S. 60) fand hier Schleimdrüsen in geringer Anzahl in allen Teilen des Mesenchyms, in größerer Anhäufung aber in einer vom Kopf bis zum Schwanzende reichenden ventralen Zone. Meine Befunde decken sich zum größten Teil mit denjenigen v. Graffs. Ich beobachtete Drüsen dieser Art im ganzen Körper nur äußerst vereinzelt. In größerer Zahl aber sah ich sie zu einer dorsalen Gruppe über dem Pharynx und dem Gehirn vereinigt. Auf der Ventralfläche sind sie sehr reichlich. Ich konnte hier eine vordere unter dem Pharynx liegende Gruppe unterscheiden, die von der vorderen Körperspitze etwa gleich weit entfernt war wie die dorsale, und ein ventrales Band, das sich unmittelbar an diese anschloß, die ganze Region zwischen den beiden ventral gelegenen Hoden einnahm und sich bis zum hinteren Körperende hin ausdehnte. Die Drüsen haben eine unregelmäßig birnförmige Form (Fig. 12, *sdr*). N. v. Hofsten (1907, S. 462 und 463) stellte bei *Dalyellia expedita* und *Castrella truncata* außer spärlich im ganzen Körper verteilten Schleimdrüsen noch eine ventrale und eine dorsale, unter bzw. über dem Pharynx liegende, aus zahlreichen Drüsen bestehende Gruppe fest. Meine Beobachtungen über die dorsale und ventrale Gruppe stimmen fast ganz mit denjenigen von v. Hofsten überein. Die Ausführungsgänge der ersteren legen sich dicht aneinander, ziehen gemeinsam nach vorne und münden auf einem eng begrenzten Bezirk ein Stück über der Mundöffnung in einem eingesenkten Grübchen aus (Fig. 15, *gr*). Die Ausführungsgänge der letzteren gehen gleichfalls nach vorne, jedoch in größeren, unregelmäßigen Abständen voneinander; ihre Mündungen sind auf ein größeres Gebiet verteilt. Über die Drüsen des ventralen Bandes ist nichts Besonderes zu

Fig. 15. Ausmündungsgebiet der dorsalen Schleimdrüsengruppe. *gr* Grübchen; *kn* Kanälchen. Vergr. 1:1500.

sagen. Sie sind ziemlich unregelmäßig über den angegebenen Raum verteilt. Die Ausführungsgänge der Drüsen in ihren das Epithel durchsetzenden Abschnitten konnte ich bei der dorsalen Gruppe gut verfolgen. Sie stellen hier Kanälchen ohne eigene Wandung dar und liegen außerordentlich dicht nebeneinander (Fig. 15, *kn*). Die Angaben von N. v. Hofsten (1907, S. 463) sind ganz ähnliche: »Das epitheliale Plasma ist an derselben (d. h. an der Ausmündungsstelle) auf einige schmale, vertikal zur Zellenoberfläche gestellte Balken beschränkt.«

b) Rhabditendrüsen.

Die Rhabditendrüsen fand ich auf meinen Schnitten selten von birnförmiger, meist von etwas gelappter Gestalt, so wie es Reisinger (1925, S. 242) für *Dalyellia styriaca* beschreibt. Sie sind über den ganzen Körper verteilt, aber bedeutend zahlreicher an der dorsalen als an der ventralen Seite.

Die Ausführungsgänge sind sehr zart und besonders in ihren distalen Abschnitten oft schwer sichtbar. Das gleiche berichtet v. Hofsten (1907, S. 463) für die von ihm untersuchten Dalyelliiden (*Dalyellia expedita*, *D. ornata*, *D. triquetra*, *Castrella truncata*). In der Basalmembran konnte ich dort, wo die Drüsen an sie herantreten, mit Sicherheit keine Öffnungen wahrnehmen. Von andrer Seite wird ähnliches berichtet. Bei Graff (Bronn: Klassen und Ordnungen. 4. Band. *Vermes*. Abteilung Ic: *Turbellaria*, I. Abt. *Tricladida*. 1912—1917, S. 2740) finde ich folgende Angabe: »Indessen erscheint es doch auffallend, daß man an der Rückenfläche, wo die Epithelzellen vollgepfropft von Rhabditen sind, die Basalmembran, wenngleich vielfach unterbrochen, doch noch auf Strecken von der Breite mehrerer Epithelzellen intakt vorfindet. Ich schließe daraus, daß die Basalmembran von weicher nachgiebiger Beschaffenheit sei, so daß sich die beim Hindurchgehen der Sekretpfropfen und Rhabdoide bildenden Löcher nach dem erfolgten Durchgang wieder schließen.« Ich bin nach meinen Beobachtungen geneigt, mich dieser Auffassung anzuschließen.

Die Rhabditenbildungszellen weisen eine feine, aber deutliche Granulierung auf. In der Umgebung der Stäbchen befinden sich nur wenig oder gar keine Granula. Das gleiche beobachtete Reisinger (1925, S. 242) bei *Dalyellia styriaca* und vermutet, daß die Rhabditen aus einer Verdichtung dieser Granula hervorgehen. Die Drüsen fand ich von sehr feinen Kanälchen durchzogen, die vom Rande her zu den Stellen, in denen die Stäbchen lagen, verliefen und ebenfalls frei von Granula waren (Fig. 16). Möglicherweise handelt es sich hier um zuführende Kanälchen.

Über die chemische Zusammensetzung der Rhabditen hat Prenant (1918/20) eingehende Untersuchungen angestellt und nachgewiesen, daß die Stäbchen Kernsubstanz enthalten. Er gibt an, daß die dermalen Rhabditen sich bei den Polycladen direkt aus den Zerfallsprodukten degenerierender Kerne bilden. Bei Tricladen und Rhabdocoelen sollen diese aus an der Oberfläche liegenden Körperchen, wahrscheinlich den Basalkörperchen der Cilien ihren Ursprung nehmen; die Kerne der Epithelzellen sollen dabei einem Zerfall unterliegen. Auch in mesenchymatösen Rhabditendrüsen fand er Kerndegenerationen vor und vermutet auch hier eine Entstehung der Stäbchen aus Kernprodukten wie bei den Polycladen; einen festen Schluß zieht er hier aus seinen Beobachtungen jedoch nicht. Auch Bartsch (1923) hält die Entstehung der Rhabditen aus dem Kern nicht für ausgeschlossen. Kerndegenerationen konnte er nicht feststellen; sowohl im Epithel als auch in den Drüsen des Mesenchyms fand er die Kerne vollkommen normal vor. In der Umgebung der Kerne fand er die Rhabditen stark angehäuft. Eine Beteiligung der Basalkörperchen an der Bildung der Rhabditen hält er für ausgeschlossen. Er beobachtete jedoch in den Epithelzellen kleine, schwarze Körnchen, »eckig und unregelmäßig geformt«, in der Zelle verstreut, meist aber an der Oberfläche, und stellte fest, daß sie alle Übergänge zu großen Rhabditen erkennen ließen. Er hält es für möglich, daß es sich hier um Chromidien handelt, aus denen die Rhabditen ganz ähnlich so entstehen, wie nach Tönniges (1913/14) die Trichocysten aus den Trichochromidien, die echte, kleine Kerne, Abkömmlinge des Macronucleus darstellen. Diese Vermutung ist naheliegend.

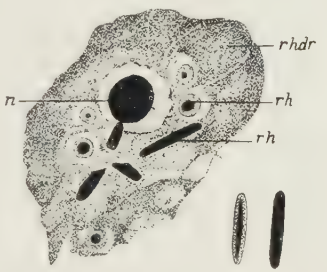


Fig. 16. Rhabditendrüse. *rh* Rhabdit. Vergr. 1 : 1800. Abkürzungen wie in Fig. 12.

Daß der Kern der Zelle bei dem Sekretionsvorgang eine sehr wichtige Rolle spielt, konnte ich auch auf meinen Präparaten sehen. Die Rhabditen waren auch in der Nachbarschaft des Kernes stets am zahlreichsten. Ein gleiches berichtet Reisinger (1925, S. 242) von *Dalyellia styriaca*. In welcher Weise aber der Kern an der Bildung der Rhabditen beteiligt ist, ob Chromidien aus dem Kern auswandern, darüber möchte ich hier keine Vermutung aussprechen. Ich habe über die Rhabditen keine so eingehenden Beobachtungen gemacht, weil sie für meine Untersuchungen nicht weiter in Frage kamen. Es sind ganz spezielle Untersuchungen erforderlich, wie sie von Tönniges (1913/14) für die Trychocysten durchgeführt worden sind, um einigermaßen Klarheit über die Entstehung der Rhabditen zu bekommen. Einen Kernzerfall habe ich niemals gesehen; die Kerne erschienen stets vollständig normal. Auf meinen Schnitten, die mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain und nachfolgendem Eosin gefärbt worden waren, erschienen die

Rhabditen zum Teil gänzlich tiefschwarz, zum Teil waren sie nur im Kern schwarz und von einer hellen, rötlichen Zone umgeben oder auch im ganzen nur rötlich tingiert (Fig. 16). Eine Struktur war nicht zu erkennen.

c) Verteilung der Schleim- und Rhabditendrüsen.

Um mir einen Begriff über die Zahl und Verteilung der Rhabditen- und Schleimdrüsen verschaffen zu können, habe ich an zwei ausgewachsenen, annähernd gleichgroßen Exemplaren von *Dalyellia viridis* an lückenlosen Schnittserien Zählungen vorgenommen und auffallend übereinstimmende Ergebnisse erhalten. Es fanden sich an:

Schleimdrüsen

	in der dorsalen Gruppe	in der ventralen Gruppe	in dem ventralen Band
bei A	20	41	91
bei B	16	38	104

Rhabditendrüsen

	dorsal	ventral	vorn	hinten
bei A	170	61	29	21
bei B	112	50	24	20

An frisch geschlüpften Tieren habe ich keine derartigen Zählungen vorgenommen. Ich fand hier die Drüsen zum Teil noch in der Entwicklung begriffen und konnte ihren Charakter nicht immer mit Sicherheit feststellen. Die Ergebnisse wären sehr ungenaue geworden. Zum Teil waren bei diesen jungen Exemplaren die Schleim- und Rhabditendrüsen vollkommen entwickelt. Die Anordnung der Drüsen war die gleiche. Die Ausmündungsstelle der dorsalen Gruppe, das eingesenkte Grübchen, war immer deutlich sichtbar.

d) Klebdrüsen.

Nach meinen Untersuchungen an Schnittpräparaten liegen die Klebdrüsen ziemlich weit von der Schwanzspitze entfernt, gleich hinter dem Atrium genitale, und zwar eher etwas dorsal als ventral, ungefähr in der Mitte des Körpers. Die beiden Secretformen, die größeren und kleineren Stäbchen, werden getrennt voneinander in verschiedenen Drüsen gebildet (Fig. 17 und 18). Nach Angaben von N. v. Hofsten (1907, S. 467) liegen die Bildungszellen der ersteren bei *Dalyellia ex-*

pedita, *D. ornata*, *D. triquetra*, *Castrella truncata* ventral von denen der letzteren. Bei *Dalyellia viridis* beobachtete ich die gleiche Anordnung, doch ließ sich eine scharfe Grenze hier nicht immer ziehen. Gewöhnlich fand ich acht Drüsen, vier von jeder Art. Es ist aber diese Zahl nicht als konstant anzusehen. Zuweilen zählte ich auch nur sieben Drüsen, vier mit kleinen und drei mit größeren Stäbchen, oder auch neun, davon vier oder fünf mit dem größeren und fünf bzw. vier mit dem feineren Secret.

Die Drüsen mit den größeren Stäbchen fand v. Hofsten bei seinen Species stets nur in einem Paare, die andern in wechselnder Zahl vor. Meixner (1915, S. 483—484) stellte gleichfalls für einige Dalyellien verschieden geformtes Secret fest. »Das Klebdrüsensecret hat die Form beiderseits abgerundeter, erythrophiler Stäbchen, — an Stelle der Stäbchen fand ich

Fig. 17.

Fig. 18.

Fig. 17. Klebdrüsen mit Ausmündungsgebiet. *kdr* Klebdrüse; *ks* Klebsecret. Vergr. 1:500. Die übrigen Abkürzungen wie in Fig. 7.

Fig. 18. Klebdrüsen. Vergr. 1:1300.

häufig ovoide oder rundliche Körner in den Drüsen.« Nach Reisinger (1925, S. 243) kommt *Dalyellia styriaca* nur einförmiges, aus kleinen Körnchen bestehendes Secret zu.

Die Ausführungsgänge der Drüsen sah ich bei *Dalyellia viridis* in schräger Richtung gemeinsam zur hinteren Körperspitze ziehen und sich vor ihrer Ausmündung verzweigen. Das Ausmündungsgebiet zeigen die Fig. 17 und 19. Öffnungen in der am Hinterende äußerst feinen Mem-

Fig. 19.

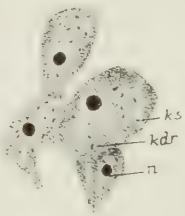


Fig. 20.

Fig. 19. Ausmündungsgebiet der Klebdrüsen. Vergr. 1:1300. Abkürzungen wie in Fig. 17 und 7.

Fig. 20. Klebdrüsen eines frisch geschlüpften Tieres. Vergr. 1:1300.

bran konnte ich auch hier nicht feststellen. Darüber, wie das Secret in die Epithelzellen gelangt, kann ich mit Sicherheit daher nichts aussagen.

Bei frisch geschlüpften Tieren sind die Klebdrüsen bereits entwickelt. Ich fand sie hier an der gleichen Stelle und in gleicher Zahl wie bei ausgewachsenen Dalyellien vor, so daß kein Zweifel darüber bestehen kann, daß es sich hier um diese Drüsen handelt, trotzdem sie ein etwas anderes Aussehen hatten. Sie sind beim jungen Tier nicht so prall mit Secret angefüllt und lassen den Unterschied in der Größe der Stäbchen noch nicht deutlich hervortreten (Fig. 20).

e) Drüsen mit kugelförmigen Einschlüssen.

Im Anschluß an die Beschreibung der Schleim-, Rhabditen- und Klebdrüsen möchte ich noch erwähnen, daß ich bei *Dalyellia viridis* noch eine Art von Drüsen aufgefunden habe, deren Natur und Bedeutung mir nicht klar ist. Diese Drüsen (Fig. 21) haben eine langgestreckte, zum

Teil birnförmige, zum Teil etwas gelappte Gestalt, besitzen einen ziemlich großen Kern und sind spärlich über den ganzen Körper verteilt. Ihr Secret besteht aus kleinen kugeligen, sich meist bei Färbung mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain schwarz, bei der Dreifachfärbung nach Mallory rötlich tingierenden Gebilden, die ihrer Form und Färbbarkeit nach viel Ähnlichkeit haben mit den vorher erwähnten kugelförmigen Einschlüssen des Epithels (Fig. 7, *ku*). Die Ausführungsgänge dieser Drüsen habe ich trotz aller Bemühungen nur annähernd bis zum Integument hin verfolgen, die Ausmündungen selbst aber nie beobachten können. Da es jedoch auch bei andern Drüsen oft sehr schwer ist, die zarten Endabschnitte der Gänge aufzufinden, bleibt die Möglichkeit immerhin nicht ausgeschlossen, daß die betreffenden Gebilde im Epithel das Produkt dieser Drüsen sind. Die Vermutung liegt nahe, daß es sich hier um rhabditenähnliche Bildungen handelt.

Fig. 21. Drüse mit kugelförmigen Einschlüssen. Vergr. 1 : 1200. Abkürzungen wie in Fig. 7.

Verschiedene Formen von Rhabditen kommen nach Angaben von L. v. Graff (1904—1908, S. 2033, in Bronn: Klassen und Ordnungen. 4. Bd. Abt. I c. *Turbellaria*. I. Abt. *Rhabdocoelida*) bei den Rhabdocoeliden häufig vor. Er beobachtete (1882, S. 279) neben stäbchenförmigen auch elliptische und körnchenförmige Rhabditen bei *Proxenetes cochlear*. Luther (1921, S. 40) beschreibt für *Provortex brevitubus* ovoide und elliptische Rhabdoide. Prenant (1918 20) fand bei *Prosthiostomum siphunculus* im Parenchym Zellen mit kugelförmigen Einschlüssen und versucht sie folgendermaßen zu deuten: »Leurs inclusions sont toutes sphériques et de taille à peu près uniforme, mais ont les mêmes affinités des coloration que les rhabdites, donc probablement la même nature chimique.«

Ich muß hier aber noch erwähnen, daß die kugelförmigen Körperchen im Epithel häufig zum Teil viel größer waren als in den Drüsen. Doch wäre es wohl möglich, daß an der Außenfläche eine Verquellung stattfindet. Sehr merkwürdig ist es, daß diese Gebilde in größeren Hohlräumen im Epithel liegen, was bei den stäbchenförmigen Rhabditen nicht der Fall ist.

IV. Feinere Untersuchungen der Regenerationsvorgänge bei Dalyellia viridis.

Das Material für diese Untersuchungen bestand ausschließlich aus ausgewachsenen, dunkelgrünen, noch nicht in Eibildung begriffenen Exemplaren, denen das Hinterende durch hauptsächlich in der Richtung *V*—*V* (Fig. 2) oder auch durch unterhalb dieser Grenze geführte Schnitte entfernt worden war. Ich habe es vermieden, Objekte mit Eiern zu verwenden, weil die harten Schalen der Eier bei der Herstellung von Schnittserien leicht Schwierigkeiten verursachen.

Wie ich schon eingangs erwähnte, sind die Regenerationserscheinungen bei den Rhabdocoeliden bis auf diejenigen mit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zusammenhängenden bei *Stenostomum* und *Microstomum* nicht näher an Schnittpräparaten untersucht worden, und die histologischen Beobachtungen an diesen beiden Gattungen beziehen sich auch im wesentlichen auf die Wiederherstellung von Organen, wie des Nervensystems, der Sinnesorgane, des Excretions- und Geschlechtsapparates, des Verdauungstractus, weniger auf Neubildungen z. B. des Integumentes, der Muskulatur und des Parenchyms, wie sie für eine Reparation in Frage kommen, so daß ich meine Untersuchungen an *Dalyellia viridis* zu ähnlichen bei andern Rhabdocoeliden sehr wenig in Parallele setzen kann. Dagegen ist die Wundheilung bei den Tricladen besonders in neuerer Zeit Gegenstand eingehendster Untersuchungen gewesen (W. C. Curtis 1902; Ch. R. Bardeen 1902; E. Schultze 1902; N. M. Stevens 1901, 1907; P. Lang 1912; O. Bartsch 1922; P. Steinmann 1925, 1926; E. Korschelt 1927). Wegen der nahen Verwandtschaft der Tricladen und Rhabdocoelen ist ein Vergleich der Reparationsvorgänge bei *Dalyellia viridis* mit denjenigen der erstgenannten Turbellariengruppe sehr naheliegend. Ich will versuchen, ihn im folgenden durchzuführen.

1. Kurzer Überblick über den Verlauf der Wundheilung.

Bevor ich noch zur Darstellung meiner Befunde in allen Einzelheiten übergehe, möchte ich an Hand meiner Abbildungen einen ganz kurzen Überblick über den Verlauf der Wundheilung geben. Es erscheint mir das der besseren Übersichtlichkeit wegen erforderlich.

Die Fig. 22 stellt ein frühes Stadium des Wundverschlusses dar. Von der Basalmembran haben sich Epithelzellen (h_1, h_2, h_3, h'_1, h'_2) abgetrennt und sind im Begriff, sich als ein Häutchen über die Wunde hin auszubreiten. In der Fig. 23 sieht man bereits ein dünnes, einheitliches

Häutchen (*h*) über die ganze Wundfläche ausgespannt. Nach Ausbildung dieses ersten epithelialen Wundverschlusses kommt zwischen Häutchen und angrenzendem Mesenchymgewebe ein mit Flüssigkeit erfüllter Raum (*zwr*) zustande (Fig. 27). Über diesem sammeln sich mesenchymatische Elemente, Zellen von embryonalem Charakter (*rz*), die zum Teil in ihn hineinwandern und ihn schließlich ganz ausfüllen (Fig. 28), zum Teil aber auch damit beginnen, neue Muskeln (*m*) aus sich hervorgehen zu lassen (Fig. 27), um den durchschnittenen Hautmuskelschlauch an der verwundeten Stelle zu ergänzen. Der weitere Wundheilungsprozeß besteht in der Umgestaltung des Häutchens zu einem hohen Epithel durch Anlagerung und Einwanderung von embryonalen Zellen (*rz*), ferner in dem weiteren Ausbau der neuen Muskeln (Fig. 29, 30 und 31, *m*). Die Bildung der Basalmembran erfolgt dann, wenn über der Wunde ein neues Epithel entstanden ist. Sie wird als dünne Schicht angelegt und wächst dann allmählich zur normalen Stärke heran (Fig. 33 und 34). Im Laufe dieser Zeit wird auch die Ausbildung der Hautmuskeln zu Ende geführt (Fig. 34, *m*). Damit ist die Wundheilung vollendet.

2. Genauere Darstellung der Neubildung der einzelnen Gewebe.

a) Epithel.

Über die Ausbildung des neuen Epithels über der Wunde sind die Meinungen der Autoren verschieden. Bei den Rhabdocoeliden ist darüber recht wenig bekannt. Bei der Ablösung der Zooide vom Muttertier während der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von *Microstomum* und *Stenostomum* kommen natürlich häufig kleine Verletzungen vor. Über den Verschluß einer solchen Wunde bei *Microstomum* schreibt F. v. Wagner (1890, S. 329) nur, daß sie »mit staunenswerter Geschwindigkeit vernarbt, bzw. durch das Integument verschlossen wird«. Bei *Stenostomum* soll die Heilung ebenfalls sehr rasch erfolgen, »indem unter starker Kontraktion der Wundränder die diese bildenden Epidermis- bzw. Darmzellen sich abplatten und vermehren, um sich schließlich in der Mittellinie zu vereinigen und alsbald ihre definitive Gestalt anzunehmen« (F. v. Wagner 1904—1908, S. 2463). Aus diesen Angaben, besonders aus der letzteren, scheint mir hervorzugehen, daß hier das neue Integument vom Wundrande aus rein aus den alten Ectodermzellen gebildet wird.

Die Untersuchungen an Tricladen haben ergeben, daß hier die Wunde zunächst von einem dünnen Häutchen überzogen wird, das sich erst allmählich zum Epithel umgestaltet. Nach Curtis (1902) kommt das neue Epithel einfach durch Aneinanderlagerung von Parenchymzellen zustande. Bardeen (1902) und Schultze (1902) sind der Ansicht, daß das erste Wundverschlußhäutchen vom alten Epithel herstammt und durch amitotische Zellteilung zu einem neuen Epithel auswächst. Stevens (1901, 1907) ist in bezug auf die Herkunft des ersten Wundhäutchens derselben Ansicht, doch glaubt sie, daß die Zellvermehrung durch Einwanderung von Parenchymzellen bewirkt wird.

Die Entstehung des Häutchens aus den alten Epithelzellen des Wundrandes wird von P. Lang (1912) und noch eingehender von Bartsch (1923) beschrieben. Nach Angaben des ersteren Autors »kriecht das alte Epithel über die Wunde hin« (S. 372). Bartsch ist ähnlicher Ansicht (S. 194); er vermutet, daß unmittelbar nach der Operation eine Verflüssigung des Plasmas der Epithelzellen am Wundrande und ein Fließen dieser Zellen nach »Art der Bewegung der Pseudopodien einer Amöbe« über die Wundfläche hin stattfindet. Das Häutchen fand er stets »am Ende verdickt und abgerundet«, tropfenartig. Nach seinen Beobachtungen erfolgt die Ausbreitung des Häutchens über die Wunde hin nicht geschlossen, sondern unregelmäßig, indem »einzelne fadenförmige Partien« sich schneller vorschieben als andere. Diese einzelnen Plasmafäden sollen dann untereinander anastomosieren, so daß zunächst ein Netzwerk über der Wunde zustande kommt. Beide Autoren betonen ausdrücklich, daß dieses erste Verschlußhäutchen ein Syncytium darstellt. Die Cilien der Epithelzellen sollen bei dem Vorgang des Hinüberkriechens nicht verloren gehen. Lang (S. 376) fand sie über die ganze Fläche des Häutchens verteilt, Bartsch (S. 195) nur an den außen gelegenen Teilen der Wundfläche in größeren Abständen voneinander entfernt vor. Die weitere Ausgestaltung dieser dünnen Epithelschicht soll durch Einwanderung parenchymatischer Elemente, Rhabditenzellen und spindelförmigen, kleinen Zellen, den sogenannten »Regenerationszellen« vor sich gehen. Daneben vermutet Lang eine Zellvermehrung durch amitotische Teilung. Er hat zwar eine solche nicht mit Sicherheit nachweisen können, beobachtete aber im Häutchen stellenweise starke Kernanhäufungen. Auch Bartsch bemerkte derartige Ansammlungen von Kernen, jedoch waren diese Kerne bei ihm stets sehr klein, »Miniaturkerne«. Da er niemals die für die Amitose typischen Hantelformen traf, nimmt er eine Kernvermehrung durch Auswanderung des Chromatins bzw. durch »Kernzerfall« an (S. 195). Aus dem Wundhäutchen geht nach Bartsch allmählich das endgültige Epithel hervor, indem zur Längsrichtung der Zellen senkrecht gerichtete Fibrillen gebildet und die Zellen aufgerichtet werden.

Steinmann (1925, 1926) stellte bei seinen Untersuchungen fest, daß der erste Wundverschluß durch eine Schleimhaut bewerkstelligt wird, deren Entstehung er auf die Verquellung von Rhabditen zurückführt. Er fand sie stets tiefdunkel gefärbt. Erst später fängt nach seinen Beobachtungen das Epithel an, sich vom Wundrande aus über die Wundfläche auszubreiten. Es kommt erst dann zu dem »integumentalen Wundverschluß«, wie ihn Bartsch und Lang beschreiben. Amitosen fand Steinmann (1927, S. 652) vereinzelt in diesem syncytialen Häutchen, Mitosen niemals. An eine Kernvermehrung durch »Auswanderung von Chromatin bzw. Kernzerfall«, wie sie Bartsch für möglich hält, glaubt er nicht. Er vermutet, daß Bartsch Zerfallsprodukte von Rhabditen als »Chromatinbildungen« angesehen hat. Steinmann betont, daß die Ausbildung eines epithelialen Häutchens auch unter Umständen unterbleiben kann, so dann, wenn die Zellen und Gewebe am Wundrande einer Nekrose anheimfallen. In diesem Fall soll »der Wundrand lediglich gewisse Wucherungen« zeigen und das neue Epithel »in völliger Unabhängigkeit von dem alten Integument aus den Regenerationszellen« entstehen (1927, S. 651). Ferner soll es vorkommen (1925, S. 141 und 142), daß ein schon von den alten Epithelzellen gebildetes Häutchen noch nachträglich wieder degeneriert und unter diesem ein neues aus Zellen des Mesenchyms aufgebaut wird.

Neue Angaben über die Wundheilung bei Planarien finden sich in dem erst kürzlich erschienenen Buch von Korschelt: »Regeneration und Transplantation«. 1. Bd. »Regeneration«. 1927. Nach Wahrnehmungen von Korschelt und Mattes (S. 237) geht die Herstellung des neuen Körpergewebes vom alten Epithel aus. Nach der Operation erfolgt eine Muskelkontraktion, durch die eine starke Annäherung der Wundränder bewirkt wird. Die der Wundstelle benachbarten Zellen des alten Epithels bewegen sich über die Wundfläche hin und breiten sich über sie aus, so daß, wenn die Kontraktion der Muskeln nachläßt, die Wunde von einem dünnen, epithelialen Häutchen bedeckt ist. Die Wimpern bleiben erhalten, stehen aber, da die Zellen eine Dehnung erfahren haben, weiter auseinander, wie es die von Korschelt gegebenen, von Mattes nach Schnittserien angefertigten Abbildungen Fig. 155 A—C, S. 136, zeigen. Diese dünne Epithelschicht erfährt allmählich eine Verstärkung, wie es ganz deutlich aus den Fig. 155 B und C hervorgeht. Korschelt betont ausdrücklich, daß die Epithelzellen immer recht deutlich von dem darunter liegenden Parenchym zu unterscheiden waren.

Nun zu meinen eigenen Beobachtungen. Wie ich schon eingangs erwähnte, ist es sehr schwer, einigermaßen für histologische Untersuchungen geeignete Präparate von den ersten Wundheilungsstadien zu erhalten. Eine vollkommen gute Fixierung gelang mir in der Regel erst am 2. oder 3. Tage nach der Operation. Auf Schnittserien, die von solchen Objekten angefertigt wurden, sah ich die Wunde schon regelmäßig von einem dünnen, aus einzelnen flachen Zellen bestehenden Häutchen überzogen (Fig. 23, *h*). Doch habe ich auch zahlreiche Tiere in Schnitte zerlegt, die im Abstand von 1—10 Stunden nach der Verwundung fixiert worden waren, trotzdem hier regelmäßig ein Zerreißen der Gewebe an der Wundstelle eingetreten war. Auf diesen Präparaten habe ich vergeblich nach einem Verschlußhäutchen oder dessen Überresten gesucht. Ich muß annehmen, daß es innerhalb dieser Zeit noch nicht zur Ausbildung eines solchen gekommen ist. Bei 16—24 Stunden nach der Operation fixierten Exemplaren fand ich auf Schnitten das Häutchen nur am Rande der Wunde vor (Fig. 22). Nach dem Eindruck, den ich nach meinen Präparaten im Vergleich mit meinen Beobachtungen am lebenden Objekt gewonnen habe, scheint mir der Wundverschluß folgendermaßen zustande zu kommen.

Durch die starke Kontraktion der Hautmuskeln, die die Verkleinerung der Wunde bewirkt, wird die Basalmembran mit den Epithelzellen am Wundrande stark zusammengepreßt. Die Epithelzellen halten diesem Drucke nicht stand und weichen ihm dadurch aus, daß sie sich mit ihren feinen Fortsätzen von ihrer Unterlage ablösen. Es erfolgt nun allmählich das Nachlassen des Muskelkrampfes und die Erweiterung der Wunde. Dabei beginnen sich die abgelösten Zellen des Epithels abzu-

Fig. 22. Wunde, 1. Tag nach der Operation. Wundhäutchen am Rande der Wunde, *p* altes Epithel; *h* Häutchen; *me* Mesenchym; *rz* Regenerationszelle; *va* Vacuole. Vergr. 1 : 870. Die übrigen Abkürzungen wie in Fig. 7.

flachen und sich über die Wundfläche hin zu bewegen. Die Fig. 22 stellt einen Schnitt durch eine 1 Tag alte Wunde dar. Der in der Mitte liegende, aus Mesenchymgewebe und Symbionten bestehende Komplex ist möglicherweise bei der Konservierung etwas hervorgequollen. Die Kontraktion der Hautmuskeln ist auf dieser Abbildung gut erkennbar, besonders auf der unteren der ventralen Seite des Tieres, auf der, wie wir schon wissen, die Muskeln überhaupt kräftiger sind. Die Basalmembran ist an ihrem Ende verdickt. Der Wundrand ist nach innen eingeschlagen, ein Beweis dafür, daß meine Vermutung über das Zustandekommen der kleinen am lebenden Tier beobachteten Eindellung *de* (Taf. XIII, Abb. 1a) richtig war. Am Rande der Wunde sieht man das in Bildung begriffene Häutchen. Es zeigt sich hier auf dem Schnitt jederseits in zwei langgestreckten Zellen h_1 und h_2, h'_1 und h'_2. Auf ihnen stehen die Wimpern in größeren Abständen von-

einander als es bei normalen Epithelzellen der Fall ist; die Schicht der Basalkörperchen ist dementsprechend zarter. Das gleiche ist gut auf der Abbildung von Mattes zu sehen (Korschelt 1927, Fig. A und B). Die Zellen h_1, h_2 h'_1 und h'_2 auf meiner Fig. 22 machen deutlich den Eindruck, als seien sie im Begriff, sich über die Wundfläche hin auszubreiten. Der allmähliche Übergang der Epithelzellen des Wundrandes in die flachen Zellen des Häutchens zeigt sich auf diesem Bilde sehr deutlich. Diese Abbildung hat in dieser Beziehung viel Ähnlichkeit mit derjenigen von Mattes (Korschelt 1927, Fig. 155A), die eine $1^1/_2$ Stunden alte Wunde von *Planaria gonocephala* darstellt und die allmähliche Formveränderung der am Wundrand liegenden Epithelzellen in die sich über die Wunde ausbreitenden »flachen Zellen« besonders gut erkennen läßt. Die Zelle h'_2 in meiner Fig. 22 ist erst in ihrem nach der Wunde hin gelegenen Teil langgestreckt; auf der entgegengesetzten Seite steht sie noch mit der Basalmembran in Verbindung und hat hier noch die gleiche Höhe wie die angrenzenden Zellen des alten Epithels. Auf der rechten Seite über der Basalmembran liegen einige Zellen, die sich zum Teil schon von dieser abgelöst haben, zum Teil im Begriff sind, sich von ihr abzutrennen. Diese Zellen hätten wahrscheinlich im weiteren Verlauf des Wundheilungsprozesses eine gleiche Streckung in Richtung ihrer Querachse erfahren wie die Zellen h_1 und h_2. Die äußerste Zelle h_3 dieser Seite hat schon einen Anlauf dazu genommen, sie ist bereits breiter und flacher als die andern.

Ich möchte vermuten, daß die beiden Endzellen h_1 und h'_1 sich durch Verschiebung ihres Plasmas, etwa wie bei einer Amöbe, über die Wundfläche hin bewegen und die andern, hinten an sie anschließenden Zellen sich nachschieben. Die unregelmäßige Form der Zellen scheint mir für eine solche Annahme zu sprechen. h_1 und h'_1 sind an ihrem freien Ende verdickt und abgerundet. Auffällig sind die großen Vacuolen dieser Zellen. Sehr lebhaft erwecken die sich über die Wunde ausbreitenden Zellen in der von Korschelt (1927) gegebenen Fig. 155 A, S. 136 durch ihre Gestalt den Eindruck, als bewegten sie sich amöbenartig über die Wunde.

Auf den aufeinander folgenden Schnitten meiner Serien habe ich dieses Häutchen am Wundrande stets lückenlos verfolgen können. Daraus ist zu entnehmen, daß die von der Basalmembran abgehobenen Zellen nicht nur mit den (vom Wundrande aus gerechnet) hinter ihnen liegenden Zellen in festem Verband bleiben, wie es aus der Fig. 22 hervorgeht, sondern auch mit den seitlich an sie anschließenden und in ihrer Gesamtheit ein einheitliches ringförmiges Häutchen darstellen.

Fig. 23.

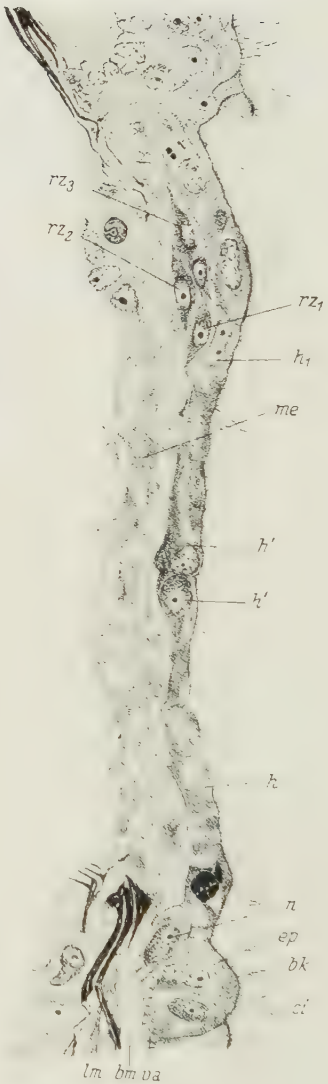


Fig. 24.

Fig. 23. 3 Tage alte Wunde. Wundverschluß durch das Wundhäutchen vollendet. *rdz* Randzelle. Vergr. 1 : 870. Die übrigen Abkürzungen wie in Fig. 7.

Fig. 24. Zusammenschluß des Wundhäutchens. 5 Tage nach der Operation. Vergr. 1 : 1200. Abkürzungen wie vorher.

Der Verschluß der Wunde durch eine kontinuierliche Zellenschicht, wie sie die Fig. 23 darstellt, scheint mir so zustande zu kommen, daß sich das Häutchen von allen Seiten her geschlossen über die Wunde hinüberzieht und sich an einer Stelle in der Mitte der Wundfläche oder in mehr oder weniger großer Entfernung vom Rande der Wunde vereinigt, je nachdem sich auf der einen oder der andern Seite mehr Zellen von der Membran ablösen und je nachdem die Bewegung des Häutchens in der einen oder der andern Gegend etwas schneller oder langsamer erfolgt. Noch nach 2—3 Tagen nach der Operation fand ich auf Schnittserien den Wundverschluß zuweilen nicht ganz vollständig, sondern unterbrochen vor, jedoch nur an einer Stelle, ungefähr in der Mitte der Wunde. In dieser Beobachtung glaube ich eine weitere Stütze für meine Annahme zu sehen. Den Zusammenschluß des Häutchens kann man sehr gut auf der Fig. 24 erkennen, obgleich es sich

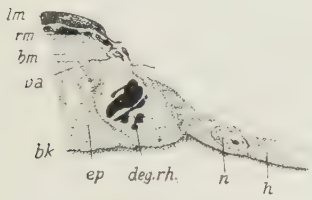


Fig. 25.

Fig. 26.

Fig. 25. Degenerierende Rhabditen. *deg.rh.* degenerierende Rhabditen. Vergr. 1 : 1300. Bezeichnungen wie vorher.

Fig. 26. Degenerierende kugelige Einschlüsse des Epithels. *deg. ku* degenerierende kugelige Körperchen. Vergr. 1 : 1300.

hier schon um ein etwas späteres Stadium als das in der Fig. 23 dargestellte handelt. Die beiden Endzellen *h'* sind als solche noch an ihren verdickten und abgerundeten Enden, mit denen sie aneinanderstoßen, zu erkennen. Sie sind hier an einer mittleren Stelle zusammengetroffen. Die sich über die Wunde hinausschiebenden Zellen sind nicht immer so hoch, wie auf der Fig. 24 — ihr Längsdurchmesser beträgt hier fast die Hälfte derjenigen normaler Epithelzellen —, sondern auch bei jüngeren Stadien in der Regel schon stark abgeplattet, gewöhnlich $^1/_6$—$^1/_8$ so hoch wie das angrenzende, normale Epithel, wie es die Fig. 23, 27 und 28 zeigen. Die flachen Zellen des Häutchens fand ich stets sehr dunkel gefärbt, ebenso die ersten, unmittelbar an sie angrenzenden, etwas deformierten und sehr schmalen Zellen des alten Epithels, die ich »Randzellen« nennen will (Fig. 23, 27, 28 und 29 *rdz*). Das gleiche beobachtete Steinmann (1925, S. 141) bei *Tricladen*.

Die Einschlüsse der Epithelzellen, die Rhabditen und die »kugelförmigen Gebilde« werden bei der Umwandlung der Zellen zu den flachen Elementen der Verschlußhaut entweder ausgestoßen oder fallen einer

Degeneration anheim. Die Fig. 25, *deg.rh*, zeigt solche in Zerfall begriffene Rhabditen, die Fig. 26, *deg.ku*, zugrunde gehende »kugelförmige Gebilde«. Eine teilweise Rückbildung der Wimpern, wie sie STEINMANN

Fig. 27. Wunde 3 Tage nach der Operation. Beginn der Einwanderung von Regenerationszellen in den mit Flüssigkeit erfüllten Raum. *n. mf* neue Muskelfasern. *zwr* mit Flüssigkeit erfüllter Raum. Vergr. 1:1200. Die übrigen Bezeichnungen wie vorher.

(1925, S. 141) für Tricladen angibt, habe ich nicht beobachten können. Ich fand die Cilien auf dem ganzen Häutchen in ziemlich großen Abständen voneinander vor, so wie ich es schon vorher für die Zellen h_1, h_2, h'_1 und h'_2 der Fig. 22 beschrieben habe (*p.H*).

Das Mesenchymgewebe (*me*) unter der Wunde und das integumentale Häutchen fand ich häufig bei 2—5 Tage alten Wundheilungsstadien durch einen Zwischenraum *zwr* getrennt, der fast leer erschien und nur spärlich von einer sehr feinkörnigen Substanz durchsetzt war (Fig. 27). Es muß sich hier um den am lebenden Objekt beobachteten, durchsichtig erscheinenden Raum handeln, den ich mit einer Flüssigkeit erfüllt wähnte (Taf. XIII, Abb. 1c, *zwr*). Die feinkörnige Substanz möchte ich für das Gerinnungsprodukt dieser Flüssigkeit halten.

Aus dem ersten, dünnen epithelialen Wundverschluß geht allmählich ein hochzelliges Epithel hervor, das sich schließlich von einem normalen nicht mehr unterscheidet. Eine Vergrößerung des Zellenmaterials im Häutchen ist die erste Bedingung für dieses Auswachsen. Wie kommt eine solche zustande? Theoretisch bestehen auch hier die drei Möglichkeiten: entweder vermehren sich die Zellen des Häutchens selbst durch Teilung, oder es findet eine Einwanderung von mesenchymatischen Elementen statt, oder aber diese beiden Vorgänge spielen sich nebeneinander ab. Ich habe weder Mitosen noch Amitosen in den flachen Zellen der Verschlußschicht gefunden und hier auch niemals Beobachtungen gemacht, die zu einer Vermutung der Kernvermehrung durch »Auswanderung von Chromatin bzw. Kernzerfall« hätten Veranlassen geben können. Jede der Zellen enthält vielmehr einen vollkommen intakten Kern. So halte ich die erste und dritte der beiden oben genannten Möglichkeiten einer für den Aufbau des Epithels notwendigen Vermehrung des Zellenbestandes bei *Dalyellia viridis* für ausgeschlossen, dagegen erscheint mir die zweite als sicher. Ich möchte versuchen, im folgenden diese Auffassung näher zu begründen.

Bald nach der Ausbildung des Verschlußhäutchens kann man an der Wunde eine Ansammlung kleiner Zellen von deutlich embryonalem Charakter bemerken (Fig. 28, *rz*). Diese Zellen besitzen eine starke Färbbarkeit. Der Kern ist verhältnismäßig groß. Ihre Form ist verschieden, zum Teil sind sie unipolar, zum Teil bipolar oder auch rundlich. Daraus ist wohl zu schließen, daß sie plastisch sind und ihre Gestalt leicht verändern können. Ich will sie hier vorläufig aus Analogie zu den bei den Hysterophoren und Tricladen in regenerierenden Körperteilen aufgefundenen Zellen von dem gleichen Charakter, deren Verwendung bei den Regenerationsvorgängen nachgewiesen ist, mit den neueren Autoren

Stoppenbrink (1905), Lang (1912), Bartsch (1923), Steinmann (1925, 1926) als »Regenerationszellen« bezeichnen. Ohne Zweifel handelt es sich hier um gleichwertiges Zellenmaterial. Bei der Regeneration der

Fig. 28. 5 Tage alte Wunde. Anhäufung von Regenerationszellen an der Wunde. Vergr. 1 : 1260.

Hysterophoren und Tricladen kommt es zu sehr starken Anhäufungen solcher Zellen in der Umgebung der neu entstehenden Gewebe und Organe. F. v. Wagner (1890, S. 369) bemerkt, daß die massenhafte »Ansammlung und Wucherung von Zellen eine klare Einsicht außerordent-

lich erschwere«. Keller beschreibt bei *Stenostomum* die Bildung von zwei »3—5schichtigen« Zellagern hinter der Teilungsebene. Von den Tricladenforschern sind diese Massenanhäufungen der Regenerationszellen eingehend beschrieben worden, sie bilden nach Steinmann (1924, S. 655) »ein sehr dunkles und dichtes Gewebe am Wundrand«. Im Gegensatz zu diesen Befunden stellte ich bei *Dalyellia viridis* fest, daß die Zahl der sich an der Wunde einfindenden Regenerationszellen eine ziemlich geringe ist. Die Zellen sind aber stets deutlich an ihrer Form und ihrer Färbung zu erkennen. Die Fig. 28 zeigt schon eine der stärksten Zellansammlungen, die ich bei meinem Objekt überhaupt beobachtet habe.

Die Regenerationszellen häufen sich zunächst im Mesenchym über dem mit Flüssigkeit erfüllten Raum (*zwr*). Höchstwahrscheinlich dringen sie dann allmählich in diesen ein, verdrängen die Flüssigkeit und füllen ihn schließlich ganz aus. Jedenfalls erweckt die Zelle rz_1 in der Fig. 27 ganz den Anschein, als sei sie im Begriff, sich in ihn hineinzubewegen, die Zelle rz_2, als sei sie bereits ein Stück in ihn hineingewandert. Auf Schnitten, die ältere Wundheilungsstadien darstellen, sieht man von diesem Raum kaum noch etwas (Fig. 28). Seine Stelle wird ganz von Regenerationszellen und mesenchymatischem Gewebe eingenommen. Auf einem noch weiter fortgeschrittenen Stadium fand ich die Regenerationszellen dem Verschlußhäutchen eng anliegen (Fig. 29). Die Fig. 24 zeigt auf der rechten Seite vier solcher Zellen, von denen die am weitesten nach unten liegende rz_1 bereits die unter ihr liegende h_1 des Häutchens eingedellt hat.

Nach den Fig. 29 und 30 kann es nicht zweifelhaft sein, daß eine Einwanderung der Regenerationszellen in das Häutchen stattfindet. Bartsch (1923, S. 197) hält es für wenig wahrscheinlich, daß die Regenerationszellen sich selbständig zwischen die Zellen des Häutchens drängen. Er nimmt vielmehr an, daß infolge eines durch die starke Vermehrung des Zellenmaterials im Regenerationskegel entstehenden Überdruckes das junge Epithel über der Wunde, das dieses schnelle Wachstum nicht mitmachen kann, »gummischlauchartig« ausgereckt wird. Es soll dabei im Innern dieser zarten Epithelschicht ein »saugend« wirkender Unterdruck erzeugt werden. Er glaubt, daß die Regenerationszellen »durch diesen Überdruck von unten und den saugenden Zug von oben in das Epithel hineinbefördert werden«. Es ist schwer, sich über diesen interessanten Vorgang Rechenschaft zu geben. Die Verhältnisse scheinen mir aber bei *Dalyellia viridis* etwas ähnlich zu sein. Ich möchte es zwar nicht für ausgeschlossen halten, daß die Zellen auch aktiv in das Häutchen eindringen; denn hierzu scheinen sie wohl imstande zu sein, allem

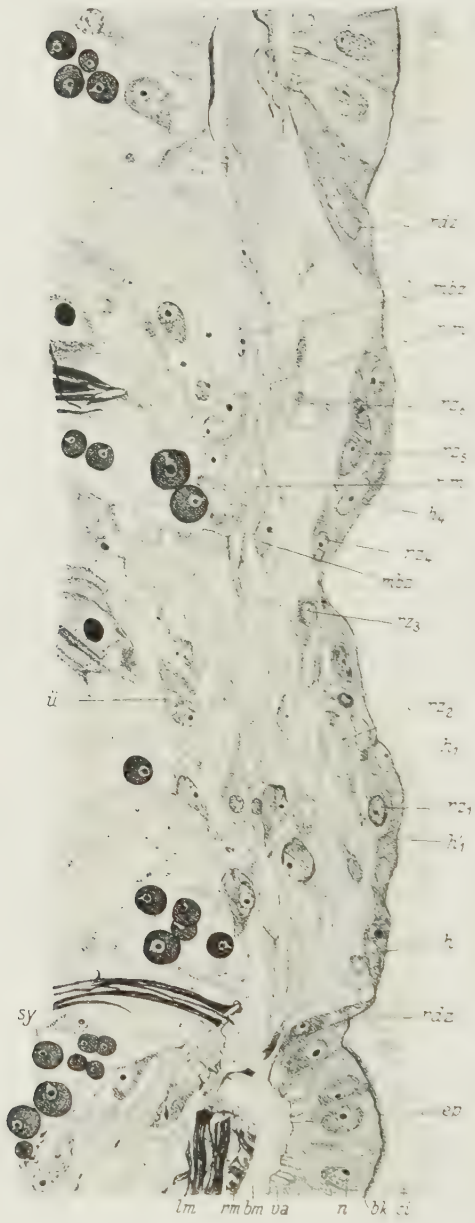


Fig. 29. Einwanderung der Regenerationszellen in das Häutchen. 5 Tage nach der Operation. Vergr. 1:960. *mbz* Muskelbildungszelle; *ü* Übergangszelle. Die übrigen Abkürzungen wie vorher.

Ansehen nach handelt es sich hier ja um Elemente, die ihre Gestalt leicht zu verändern vermögen. Doch möchte ich vermuten, daß hier der Vorgang des Einwanderns durch Druck- und Zugwirkungen unterstützt wird. Es findet hier zwar keine große Anhäufung von Regenerationszellen statt, durch die ein Überdruck auf das Häutchen ausgeübt werden könnte. Es ist aber wohl anzunehmen, daß schon durch in verstärktem Maße nach der verletzten Stelle hin stattfindende Strömungen der Perivisceralflüssigkeit ein Druck auf die Wundfläche hervorgerufen wird, der ausreichend ist, um das Häutchen zu spannen und in ihm einen genügenden Unterdruck zu erzeugen. Daß hier solche Kräfte wirken, möchte ich aus der Form der Zellen schließen. Die schon teilweise in das Verschlußhäutchen eingedrungenen und die ihm noch dicht anliegenden Zellen haben eine ganz charakteristische Gestalt, die mir für einen sich an ihnen vollziehenden Prozeß des

Hineingepreßt- bzw. Hineingesaugtwerdens zu sprechen scheint. Sie sind an der der epithelialen Zellenschicht zugewandten Seite abgerundet, an der entgegengesetzten stark abgeplattet und in einen oder zwei längere Fortsätze ausgezogen (Fig. 24, rz_1, rz_2, rz_3; Fig. 29, rz_1, rz_3, rz_4, rz_5, rz_6; Fig. 30, rz_1). Die Zelle rz_1 in der Fig. 30 ist schon weit vorgedrungen, sie hat sich zwischen die Zelle h_1 des Häutchens und die Zelle epz_1 des alten Epithels eingezwängt. rz_1 in der Fig. 29 ist offenbar im Begriff, sich zwischen die unter ihr liegenden Zellen h_1 und h'_1 einzuschieben. h_1 und h'_1 sind deformiert; h_1 ist in ihrem unter der Regenerationszelle rz_1 befindlichen Teil stark eingebuchtet, ihr Kern ist auf die andre Seite gedrängt worden. In derselben Weise ist die Form von h_4 durch rz_4 (Fig. 29) verändert worden. Ganz ähnliche Abbildungen von eindringenden Zellen gibt Bartsch (1923, T. VI, Abb. 13 und 14). Die hellen Zwischenräume zwischen den Zellen des Häutchens und den Regenerationszellen möchte ich wie er auf die Fixierung zurückführen. Im Leben liegen die Zellen sicher eng aneinander. Die einwandernden

Fig. 30. Einwanderung von Regenerationszellen in das Häutchen. 5 Tage alte Wunde. Vergr. 1 : 1200

Elemente sind bei *Dalyellia viridis* ausschließlich Regenerationszellen, niemals Rhabditenzellen wie bei den Tricladen (Stevens, Lang, Bartsch).

Meine Beobachtungen deuten darauf hin, daß die Umwandlung des Wundhäutchens zu einem hohen Epithel folgendermaßen vor sich geht. Die eingewanderten Zellen dringen bis an die Oberfläche vor, bilden hier Wimpern aus, schieben die neben ihnen liegenden Zellen zur Seite, strekken sich in Richtung ihrer Längsachse und nehmen schließlich die Form normaler Epithelzellen an, so wie ich es für die Ersatzzellen geschildert habe. Die Zelle *rz* der Fig. 31 ist noch als eingewanderte Zelle zu erkennen, sie ist an der Oberfläche noch schmal, an der Basis ist sie sehr breit. Die Zellen des Häutchens werden durch die einwandernden und auswachsenden Regenerationszellen von den Seiten her zusammengedrückt, werden so wieder schmaler und länger und erreichen schließlich ihre ursprüngliche Höhe und Breite. Die Basalkörperchen werden dabei wieder auf einen engeren Bezirk zusammengedrängt, so daß die ehemalige Dichte des Wimperkleides wieder hergestellt wird. Fig. 31 zeigt die Wunde von einem aus hohen Zellen bestehenden Epithel bedeckt. Die neuen Epithelzellen über der Wunde lassen sich noch längere Zeit von den angrenzenden alten dadurch unterscheiden, daß ihr Plasma nur wenig und kleine Vacuolen enthält, die basale Vacuolenreihe noch gänzlich fehlt und sowohl Plasma als auch Kern dunkler gefärbt sind (Fig. 31, 32, 33 und 34, *n.ep*). Auch die Randzellen behalten häufig noch lange ihre stärkere Färbbarkeit (Fig. 31, *rdz*). Erst allmählich bilden sich im Plasma größere Vacuolen, gleichzeitig nimmt die Färbbarkeit ab. Auch die feine Längsstreifung tritt nach und nach wieder auf (Fig. 31, epz_1, epz_2). Diese Differenzierung des Epithels schreitet in der Regel gleichmäßig vom Rande der Wunde nach der Mitte zu fort (Fig. 33 und 34). Jedoch kann sie auch unregelmäßiger erfolgen, so auf der einen Seite beginnen und über die Mitte nach der gegenüberliegenden vor sich gehen (Fig. 31 und 32), oder auch auf der einen Seite erst einsetzen, wenn sie auf der andern schon auf eine größere Anzahl von Zellen übergegriffen hat. Der in der Fig. 31 dargestellte Differenzierungsfortgang ist wohl so zu erklären, daß auf der linken Seite (unten) besonders die Einwanderung der Regenerationszellen stattgefunden hat und die Zellen des Häutchens nach der rechten Seite (oben) zusammengedrängt worden sind. Es ist wohl anzunehmen, daß die eingewanderten Zellen sich langsamer differenzieren als die ehemaligen Zellen des Wundhäutchens, da sie zweifellos einen embryonaleren Charakter haben als diese. In andern Fällen wird der Vorgang entsprechend zu deuten sein. Auffälig ist es, daß die Randzellen rdz_1 und rdz_2 der Fig. 31 dunkler gefärbt sind als die angrenzenden

Fig. 31. Wunde 13 Tage nach der Operation. Neues Epithel über der Wunde. *epz* Epithelzelle; *n ep* neues Epithel. Vergr. 1:1200.

Epithelzellen über der Wunde. Diese Zellen sind noch stark wundwärts geneigt. Wahrscheinlich nehmen sie ihre Beschaffenheit von früher erst wieder an, wenn sie sich von neuem aufrichten. Die untere Vacuolenreihe des neuen Epithels bildet sich erst später aus. Ich muß an andrer Stelle darauf eingehen.

Es kommt häufig vor, daß junge zwischen den Epithelzellen eingekeilte Ersatzzellen, die noch nicht mit der Basalmembran in Verbindung getreten sind, durch den bei der Operation geführten Schnitt ganz frei werden. Ihr Schicksal habe ich nicht weiter verfolgen können, da sie sich von den Regenerationszellen nur selten deutlich unterscheiden lassen; ich möchte aber annehmen, daß sie sich wie diese zwischen die Zellen des Häutchens oder, ihrer Lage mehr entsprechend, zwischen solche und die Randzellen eindrängen und zu Epithelzellen heranwachsen. Die Fig. 30 zeigt frei am Wundrand liegende Ersatzzellen erz_1 und erz_2. Die Zelle erz_2 ist von der eingedrungenen Regenerationszelle rz_2 deformiert worden.

Am Schluß dieses Abschnittes möchte ich noch einmal zusammenfassend hervorheben, daß die Neubildung des Epithels bei *Dalyellia viridis* mit derjenigen bei Tricladen insofern eine Übereinstimmung zeigt, als hier das neue Epithel aus dem alten und aus einwandernden mesenchymatischen Zellen hervorgeht, wie es von Stevens (1907), Lang (1912) und Bartsch (1923) für Planarien beschrieben worden ist, sich aber von dieser wesentlich dadurch unterscheidet, daß hier, bei *Dalyellia*, das Verschlußhäutchen im Gegensatz zu dem syncytialen der Tricladen aus einzelnen Zellen besteht und es sich in bezug auf die einwandernden Zellen bei Tricladen um Rhabditen- und Regenerationszellen, hier aber nur um die letzteren handelt. Ich möchte an dieser Stelle noch hinzufügen, daß ich auf Schnittserien, die ich von *Stenostomum leucops* und *Typhloplana viridata* zum Vergleich angefertigt hatte, als ersten Wundverschluß gleichfalls eine Schicht aus einzelnen, stark abgeflachten Zellen des Epithels wahrgenommen habe. Ferner ist zu bemerken, daß bei *Dalyellia viridis* niemals, bei den Tricladen häufig Kernteilungen im Häutchen stattfinden. Weiterhin besteht ein Unterschied in der Ausbreitung des Häutchens über die Wundfläche. Bei *Dalyellia viridis* überzieht es geschlossen die Wunde, bei den Tricladen breitet es sich nach Bartsch (1923) ganz unregelmäßig aus. Eine Nekrose des integumentalen Wundverschlusses (Steinmann 1925) habe ich bei meinem Objekt nie beobachtet, ebenso nie die Bildung eines Wundhäutchens aus rein mesen-

chymatischen Elementen, die nach STEINMANN (1925, 1927) bei Tricladen vorkommt. Eine Schleimschicht, etwa aus verquollenen Rhabditen, wie sie STEINMANN als ersten Wundverschluß bei Planarien feststellte, war weder auf Schnitten, noch am lebenden Objekt zu erkennen.

b) Basalmembran.

Die Bildung der Basalmembran setzt erst dann ein, wenn die Zellen des Wundhäutchens sich in hohe Epithelzellen verwandelt haben, und beginnt unter den am weitesten in der Differenzierung fortgeschrittenen Zellen. Dementsprechend findet man sie bei jüngeren Wachstumsstadien häufig erst am Wundrande entwickelt, während sie in der Mitte der Wunde noch gänzlich fehlt (Fig. 32, *n.bm*), und bei älteren Stadien,

Fig. 32. Bildung der Basalmembran. 13 Tage nach der Operation. *n. bm* neue Basalmembran. Vergr. 1:1200. Die übrigen Abkürzungen wie vorher.

wo sie bereits die ganze Wundfläche überzieht, an den Rändern stärker ausgebildet als im mittleren Teil (Fig. 33, *n.bm*). Die Fig. 34 zeigt sie

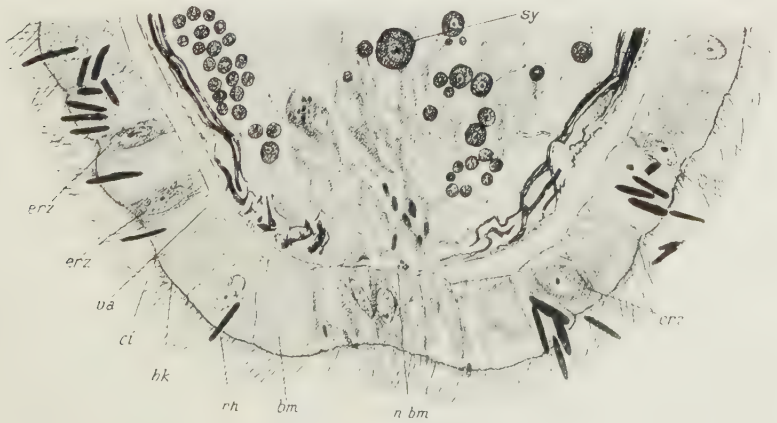


Fig. 33. Neue Basalmembran als dünnes Häutchen unter dem neuen Epithel, 6 Tage alte Wunde. Vergr. 1:900.

in der Mitte über der ehemaligen Wunde in nahezu normaler Stärke wie an den übrigen Stellen des Körpers, am Rande ist sie hier auffällig verdickt. Auf den Fig. 32 und 33 erkennt man ferner, daß die neue

Fig. 34. Wundheilung nahezu vollendet. 27 Tage nach der Operation. *u* Uterus. Vergr. 1:1200. Die übrigen Abkürzungen wie vorher.

Basalmembran im Anschluß an die alte entsteht. Sie wird zunächst als ein dünnes Häutchen in der Höhe der inneren Begrenzung der alten Basalmembran angelegt und dann durch Auflagerungen nach außen hin

verdickt. Gleichzeitig mit der Membran kann man die basale Vacuolenschicht der neuen Epithelzellen entstehen sehen. Die Vacuolen sind zunächst sehr klein, kaum deutlich wahrzunehmen; sie werden aber um so größer, je stärker die Basalmembran unter ihnen wird. Auf den Fig. 32 und 33 läßt sich ihre allmähliche Größenzunahme von der Mitte nach dem Rande der Wunde hin gut verfolgen. Daraus, daß die Basalmembran erst dann auftritt, wenn über der Wundfläche bereits ein hohes Epithel vorhanden ist, kann man wohl schließen, daß sie betreffs ihrer Entstehung in sehr enger Beziehung zu den Epithelzellen steht. Wahrscheinlich nimmt sie von diesen direkt ihren Ursprung, wird von ihnen ausgeschieden. Mit diesem Abscheidungsprozeß der Epithelzellen scheint mir die Ausbildung ihrer basalen Vacuolen in engerem Zusammenhang zu stehen. Für eine solche Vermutung spricht auch die noch postembryonal eintretende Differenzierung des Epithels und der Basalmembran. Ich habe bereits weiter oben (S. 492 und 496) darauf hingewiesen, daß bei frisch geschlüpften Tieren die basalen Vacuolen sehr klein, bei ausgewachsenen sehr groß sind und bei den letzteren die Basalmembran erheblich stärker ist als bei den ersteren. Wie aber die Bildung der Membran im einzelnen vor sich geht, ist schwer zu sagen. Eine Erklärung kann ich nicht geben.

Bartsch (1923, S. 208—211) kommt bei seinen Untersuchungen an Planarien gleichfalls zu der Meinung, daß die Basalmembran vom Epithel aus ihre Erneuerung erfährt. Er stellte für die Membran eine wabenartige Struktur fest. Die Kanten dieser Waben sollen verdickt sein. Im Epithel beobachtete er stets senkrecht zur Längsrichtung gerichtete Fibrillen. Er vermutet, daß die Wände und Kanten der Waben nur Vereinigungen von solchen Fibrillen sind. Das Zustandekommen der Basalmembran über der Wunde glaubt er folgendermaßen erklären zu können. »Durch das Wachstum des Regenerationskegels wird das bereits mit regelmäßig verteilten Fibrillen versehene Epithel in die Länge gezogen, gummischlauchartig ausgereckt, da es dieses schnelle Wachstum nicht so rasch mitmachen kann. Befänden sich nun in der Grundcuticula kleine Löcher oder auch nur dünne Stellen, aus denen leicht Löcher entstehen, so würden durch das Ausrecken der Cuticula diese Löcher vergrößert werden und sich schließlich zu Polygonen gegenseitig abgrenzen. Die anfangs auf die ganze Grundfläche einer Epithelzelle gleichmäßig verteilten senkrechten Fibrillen würden dadurch in ihrem unteren Teile umgebogen und auf die stehenbleibenden Plasmawände der Grundcuticula zusammengeschoben werden. — Diese zunächst nur dünne, durchlöcherte Membran braucht nun nur durch Abscheidungen nach unten oder oben verdickt zu werden, und die Basalmembran ist fertig.«

Wie weit eine solche Erklärung für die Membranbildung auch bei *Dalyellia viridis* zutreffend ist, kann ich mit Sicherheit noch nicht entscheiden. Nach meinen Beobachtungen möchte ich aber annehmen, daß sie hier in anderr Weise erfolgt. Ich habe im Epithel wohl eine zarte Längsstreifung gesehen, aber keine eigentlichen Fibrillen, wie Bartsch

sie für Tricladen beschreibt (S. 197) und abbildet (Taf. VI, Abb. 3, 12, 17; Taf. VIII, Abb. 56 und 58). Für die Basalmembran habe ich keine Struktur feststellen können. Auch in der Literatur über die Rhabdocoeliden habe ich keine Angaben gefunden, die auf einen ähnlichen Bau der Membran deuteten. Außerdem erfahren hier die neuen Epithelzellen über der Wunde keine so starke Ausdehnung, daß in ihrem basalen Teile Löcher entstehen könnten, da ein Wachstum des Gewebes unter der Wunde nicht stattfindet.

c) Hautmuskelschlauch.

Unter dem neu entstehenden Epithel kann man die Entwicklung von Muskelfasern verfolgen. Es handelt sich um die Neubildung von Elementen des Hautmuskelschlauches. Ob der Hautmuskelschlauch wieder so weit hergestellt wird, daß die Anordnung von Ring- und Längsmuskeln hier der normalen am übrigen Körper entspricht, konnte ich nicht feststellen. Längsschnitte sind für die Lösung dieser Frage wenig geeignet. Querschnitte, die die Wundfläche in ihrer ganzen Ausdehnung treffen, lassen sich schwer herstellen, weil die Wunde durch die Kontraktion der Längsmuskeln in der verschiedensten Weise auf die Ventralseite des Tieres verlagert wird. Meine Querschnitte gingen regelmäßig etwas schief durch die Wunde, an ihnen ließ sich der Nachweis nicht erbringen. Wie bei den Tricladen (Stevens 1901; Lang 1912, S. 401 bis 402; Bartsch 1923, S. 206, 214—215; Kenk 1924, S. 226—228; Steinmann 1926, S. 673) entwickeln sich auch hier die Muskeln aus Regenerationszellen. Nach Angabe der Autoren entstehen die Muskelfasern durch Auswachsen eines oder beider Enden der Zellen. Bei *Dalyellia viridis* liegt der Fall ähnlich.

Die Ausbildung der Muskeln beginnt schon sehr früh, bevor noch die Einwanderung der Regenerationszellen in das Häutchen stattgefunden hat; sie kann sogar schon einsetzen, wenn die Zellen erst beginnen, in den mit Flüssigkeit erfüllten Raum zwischen Häutchen und Bindegewebe einzudringen (Fig. 27, *n.mf*). Sie zeigt sich zunächst darin, daß die noch anfangs unregelmäßig über der Wundfläche angehäuften spindelförmigen Zellen sich zum Teil parallel zum Verschlußhäutchen anordnen, und zwar in der Höhe des alten Hautmuskelschlauches am Wundrande. Die Enden dieser Zellen verlängern sich und bilden spitze Fortsätze aus. Die Fig. 35 zeigt eine ganz junge Muskelzelle. In ihrem Innern sind deutlich feine Körnchen zu erkennen, die in drei nach den Spitzen der Zelle hin verlaufenden Längsreihen angeordnet sind. In der Folgezeit ziehen sich die Fortsätze der Zellen in feine Fäden aus. Das

Mesenchymgewebe über der Wunde erscheint dann an einzelnen Stellen ganz von diesen zarten Fibrillen durchsetzt, in denen man noch deutlich in Längsreihen liegende feine Körnchen wahrnehmen kann (Fig. 27, *n.mf*). Auf Schnitten durch Exemplare, bei denen die Wundheilung schon weiter fortgeschritten ist, erscheinen die Fasern stärker und sind parallel zum Häutchen über die ganze Wundfläche hin ausgespannt (Fig. 27, *n.mf*). Die einzelnen Bildungszellen sind hier noch gut zu erkennen (Fig. 29, *lm*). Bei noch älteren Stadien sind sie nicht mehr so deutlich, dafür sind die Fasern hier noch erheblich kräftiger (Fig. 31, *n.mf*). Die Fig. 36 stellt einen Myoblast mit einer solchen Faser dar. Die Faser ist deutlich granuliert. Aus der Fig. 31 ist zu ersehen, daß sich mehrere Fasern zusammenlegen, diese scheinen schließlich miteinander zu verschmelzen. Die Fig. 34 zeigt einige fertig ausgebildete Muskeln *n.m* über dem neuen Epithel *n.ep*.

Fig. 35. Fig. 36.

Fig. 35. Junge Muskelzelle. Vergr. 1 : 2500.

Fig. 36. Myoblast mit Muskelfaser. Vergr. 1 : 2500.

Die Myoblasten habe ich bei der weiteren Entwicklung nicht mehr verfolgen können. An den ausgewachsenen Muskeln des Hautmuskelschlauches habe ich vergeblich danach gesucht. Auch in der Literatur habe ich für Dalyellien darüber keine Angaben gefunden. Möglich ist es, daß die Muskelbildungszellen so klein werden, daß sie nicht mehr gut zu erkennen sind, oder noch wahrscheinlicher ist, daß sie sich nachträglich von den Muskelfasern weit entfernen, so daß ihre Zugehörigkeit auf Schnitten sehr schwer festzustellen ist.

Luther schreibt über seine Beobachtungen bei Mesostomatinen (1904, S. 27): »Als Myoblasten deute ich kurz gestielte Zellen mit rundem Kern, die bei *Mesostoma mutabile* an der Innenseite aufsitzen. Es gelang mir nicht, durch Mazeration die Muskeln mit den dazugehörigen Kernen zu isolieren.« Die Abbildungen von Lang stellen die Myoblasten den Muskelfasern anliegend dar (1912, Taf. XXI, Fig. 25). Bartsch (1922) hat die Entwicklung der Dorsoventralmuskeln verfolgt. Er gibt an, daß die Myoblasten den vollkommen entwickelten Muskelfasern nur noch mit einem kurzen Plasmastiel anhängen. R. Kenk (1924) untersuchte die Neubildung der Muskulatur des Copulationsorgans. Nach ihm liegen die Bildungszellen den Fasern zunächst mit breiter Basis an, bleiben entweder in dieser Lage oder entfernen sich von den Fasern, bis sie nur noch durch ein feines Stielchen mit ihnen verbunden sind. Doch stellte er fest, daß der Myoblast auch schon vor der Differenzierung der kontraktilen Substanz gestielt sein kann.

d) Mesenchym.

Das Mesenchym erfährt nur eine sehr geringfügige Erneuerung. Nur einige der vor der Wunde angesammelten Regenerationszellen wandeln sich in Mesenchymzellen um, allem Anschein nach in derselben Weise, wie ich es für die freien Bindegewebszellen angegeben habe (S. 498 und 499). Ich habe auch hier Zellen angetroffen, die alle Übergangsstufen von Regenerationszellen zu Mesenchymzellen darstellen (Fig. 29, 30 und 38, *ü*; Fig. 31, $\ddot{u}_1$ und $\ddot{u}_2$).

e) Hautdrüsen.

Zur Bildung der vorher genannten Gewebe, des Epithels, der Hautmuskeln und des Mesenchyms wird das gesamte Material an Regenerationszellen verbraucht, der größte Teil zu Reparation des Epithels und des Hautmuskelschlauches. Ein Hinzutreten neuer Zellen findet nicht statt, und so unterbleiben, soweit ich feststellen konnte, alle wei-

Fig. 37. Klebdrüsen mit Ausmündungsgebiet. Vergr. 1:750.

teren Neubildungen. Bei den von mir ausgeführten Operationen sind in den meisten Fällen die Klebdrüsen mit entfernt worden. Ihre Erneuerung erfolgt nicht. Ich habe Exemplare, denen ich die Drüsen abgeschnitten hatte, bis zu 30 Tagen nach der Verwundung fixiert und auf Schnittserien untersucht, habe aber niemals die Drüsen selbst oder auch nur Anlagen von Regenerationszellen hinter der Wunde, aus denen solche hervorgehen könnten, aufgefunden. Dagegen konnte ich bei einem Tier, dem nur die äußerste Schwanzspitze fortgeschnitten worden war, so daß die Klebdrüsen im Körper des Tieres verblieben, die Ausführungsgänge der Drüsen auf Schnitten bis zum Integument hin verfolgen und in den Zellen des Epithels *ep* die größeren Stäbchen *ks* dieser Drüsen beobachten. Die Fig. 37 stellt einen Schnitt durch das Hinterende dieses Objektes dar. Es sind nur die Klebdrüsen mit ihren Ausführungsgängen und ihrem Ausmündungsgebiet gezeichnet. Ich nehme an, daß in diesem Fall die Drüsen erhalten geblieben sind und die Aus-

fuhrwege wieder so weit ausgewachsen sind, daß ein Austreten des Secretes in die Epithelzellen erfolgen konnte.

Auch eine Regeneration der andern Hautdrüsen findet allem Anschein nach nicht statt. Ich habe nichts dergleichen feststellen können. Unmittelbar über der Wunde habe ich Drüsen nicht vorgefunden. Eine Bildung von Rhabditendrüsen hätte sich gut verfolgen lassen müssen. Doch habe ich nichts beobachtet, was darauf hingedeutet hätte, und das neugebildete Epithel fand ich stets frei von Rhabditen bis auf eine Ausnahme. Die Fig. 34 zeigt Stäbchen (*rh*) in den neuen Epithelzellen (*n.ep*). Ich vermute, daß diese Rhabditen aus alten Rhabditendrüsen stammen, deren Ausführungsgänge bis hierhin ausgewachsen sind, der Fall also so liegt wie bei den vorhin erwähnten Klebdrüsen des einen Exemplares.

Anhang.

Im Anschluß hier an die Darlegung meiner histologischen Beobachtungen über den eigentlichen Wundheilungsvorgang möchte ich noch auf die S. 484 angeführten und in den Fig. 1 e und 1 f der Taf. XIII dargestellten Bildungen *bl* und *ke* zurückkommen. Auf meinen Schnitten erschienen die Bläschen *bl* als von flachen Epithelzellen umgrenzte, eine spärliche feinkörnige Substanz, die ich als Gerinnungsprodukt einer Flüssigkeit ansehen möchte, umschließende Gebilde (Fig. 38). Es handelt sich hier ohne Zweifel um die gleiche Flüssigkeit, die auch den Raum *zwr* zwischen Parenchym und Häutchen erfüllt (S. 516, Taf. XIII, Abb. 1 c, *zwr*, Fig. 27). Die Bläschen in der unmittelbaren Umgebung der Wunde denke ich mir folgendermaßen entstanden. Bei der schon mehrfach erwähnten krampfartigen Kontraktion der Hautmuskeln unmittelbar nach der Operation des Tieres lösen sich nicht nur direkt am Wundrande, sondern auch zuweilen in einiger Entfernung von ihm Epithelzellen von der Basalmembran ab. Es bilden sich dadurch Lückenräume zwischen der Membran und dem Epithel an diesen Stellen, in die Flüssigkeit eindringt. Durch den Druck dieser Flüssigkeit werden die abgetrennten Zellen nach außen vorgedrängt und abgeplattet. Die Bläschen direkt über der Wunde könnten auf eine ganz ähnliche Weise entstehen, indem sich am Wundrande mehr Epithelzellen von der Basalmembran abheben, als zu einem normalen, glatten Wundhäutchen nötig sind, diese Zellen dem Druck der sich zwischen Verschlußschicht und angrenzendem Mesenchymgewebe ansammelnden Flüssigkeit nicht standhalten, in ihrer Gesamtheit hervorgewölbt und abgeflacht werden. Anderseits könnte man sich die Bildung eines solchen Bläschens auch so erklären, daß ein zunächst

ganz normal angelegtes, glattes Wundhäutchen durch eine nachträglich eintretende Kontraktion der Ringmuskeln nach außen gekrümmt würde. Die auf diese Weise zustande gekommenen Gebilde würden verschwinden, sobald die angespannten Muskeln wieder erschlafften. Ich habe nie beobachtet, daß das Innere dieser Bläschen von einwandernden Zellen angefüllt wurde. Ich fand auf Schnitten noch bei älteren Wundheilungsstadien nur diese spärlichen Gerinnungsprodukte in ihnen vor. Dagegen beobachtete ich unter ihnen in dem angrenzenden Mesenchym eine Entwicklung von Muskelfasern (Fig. 38, *n.mf*).

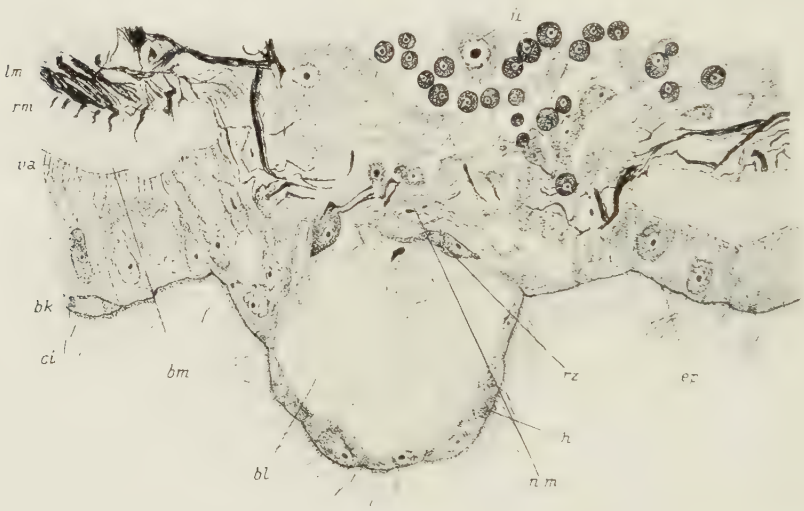


Fig. 38. Bläschen über der Wunde. *bl* Bläschen. Vergr. 1:900. Die übrigen Bezeichnungen wie vorher.

Die kegelförmigen, kleinen Bildungen *ke* (Taf. XIII, Abb. 1 f) treten erst zu einer Zeit auf, zu der unter dem neuen Epithel schon ein Netz von jungen Muskelfasern entstanden ist, und scheinen mir durch eine nachträgliche Verkürzung dieser neuen Hautmuskelelemente hervorgerufen zu werden, die wahrscheinlich dann erfolgt, wenn diese den Anschluß an die alten Hautmuskeln gewinnen. Auf Schnitten konnte ich feststellen, daß das kleine kegelförmige Gebilde *ke* gerade den Raum der ehemaligen Wundfläche einnimmt, die Einsenkungen des Epithels *sk* (Taf. XIII, Abb. 1 f) an den Berührungsstellen der alten und neuen Muskeln des Hautmuskelschlauches liegen. Die neuen Muskeln schienen deutlich verdickt. Es spricht das wohl alles zugunsten meiner Annahme.

3. Dauer der Wundheilung.

Eine sichere Angabe über die Dauer der Wundheilung läßt sich nicht machen, da sie von zahlreichen Faktoren abhängig ist und daher sehr verschieden sein kann. In erster Linie kommt es darauf an, in welcher Höhe der Schnitt ausgeführt wird. So ist bei einem Tier, das bei der Operation nur geringe Einbußen erlitten hatte (Fig. 2, *VI—VI*), unter dem neuen Epithel bereits am 6. Tage eine dünne Basalmembran vorhanden (Fig. 33, *n.bm*), während sie bei einem andern Individuum, das ungefähr in der Richtung *V—V* (Fig. 2) durchschnitten worden war, sich erst am 13. Tage am Rande der Wunde auszubilden beginnt (Fig. 32, *n.bm*). Ferner ist die Art und Weise der Operation von Einfluß. Es wird darauf ankommen, ob eine glatte oder eine unregelmäßige Wunde erzeugt wird. Bei der letzteren wird die Wundheilung längere Zeit in Anspruch nehmen. Ich habe versucht, bei der Amputation des Hinterendes möglichst glatte Wundflächen herzustellen und nur bei solchen die Wundheilung zu untersuchen, aber es liegt in der Natur der Sache, daß ein Schnitt wohl niemals genau so wie der andre ausgeführt werden wird. Ein weiterer Faktor ist der Kontraktionszustand des Tieres vor der Verwundung, der auch nicht immer in der gleichen Weise abgepaßt werden konnte. Die Wunde wird größer und weniger regelmäßig bei einem kontrahierten Individuum ausfallen als bei einem gestreckten. Schließlich kommen wohl auch noch der Ernährungszustand und die Temperatur in Frage. Soviel aber ist sicher, und das möchte ich hier hervorheben, daß die Wundheilung bei *Dalyellia viridis* außerordentlich langsam vor sich geht. Bei einem Exemplar, dem das Schwanzende in der Richtung *V—V* (Fig. 2) durch einen Schnitt entfernt wird, gebraucht ein ganz normal verlaufender Wundheilungsprozeß durchschnittlich 17—20 Tage. In der Regel in 2—4 Tagen ist das erste Wundhäutchen über der Wunde ausgespannt, darauf erfolgt die Einwanderung der Regenerationszellen, und in 9—11 Tagen ist das neue Epithel fertig. In den übrigen Tagen wird die Ausbildung der schon früh angelegten Hautmuskeln zu Ende geführt und die neue Basalmembran hergestellt.

Bei andern Rhabdocoeliden und bei den Tricladen gehen Neubildungsprozesse bedeutend schneller vor sich als bei *Dalyellia viridis*. In der Zeit, in der *Dalyellia* nur eine vollständige Wundheilung erfährt, oder schon in noch kürzerer Zeit können hier ganze Körperteile regeneriert werden. Ich habe mich bei *Typhloplana viridata* davon überzeugen können, daß es bei Exemplaren, denen ein Stück des Schwanzes abgeschnitten worden war (Fig. 4, *IV—IV*), bereits innerhalb von 5 Minuten zur Bildung eines ersten Verschlußhäutchens gekommen war. Nach 2—3 Tagen war schon ein hochzelliges Epithel ausgebildet,

und 12 Tage nach der Operation fand ich bei einem solchen Tier die Wunde vollständig verheilt vor.

Monti (1900) stellte fest, daß bei *Plagiostomum Girardi* die vollständige Regeneration eines in der Längsrichtung halbierten Tieres schon nach 7—8 Tagen eingetreten war. Nach Angaben von Ruhl (1927) regeneriert sich *Stenostomum leucops* vollständig innerhalb eines Tages, wenn der Schnitt kurz vor oder hinter dem Ende des Darmes geführt wird, in 1—2 Tagen, wenn das Hinterende mit einem größeren Teil des Darmes entfernt worden ist. Bei *Macrostomum tuba* regeneriert die ganze Haftscheibe in 3 Tagen. Bei Planarien sollen sich »Spalthälften« nach Draparnaud (1803) »in 20 Tagen zu normalen Tieren ergänzen« (Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. 4. 1c. *Tubellaria.* II. Abteilung. *Tricladida.* 1912—1917, S. 3264). Nach Lang (1912, S. 407) dauert die Regeneration eines Pharynx bei Schwanzstücken von Planarien 9—13 Tage.

4. Herkunft des Regenerationsmaterials und Ursache der geringen Regenerationsfähigkeit.

Im vorhergenden habe ich nur von der Verwendung der Regenerationszellen bei der Wundheilung gesprochen, ohne näher auf ihre Herkunft einzugehen. Erwähnt habe ich bereits (S. 518 und 519), daß sich bei verletzten Tricladen vor der Wunde und bei *Stenostomum* und *Microstomum* im Verlaufe der ungeschlechtlichen Fortpflanzung vor und hinter der Teilungsebene bedeutend mehr solcher Zellen ansammeln als am verwundeten Hinterende von *Dalyellia viridis*. Ohne Zweifel hängt damit die so äußerst geringe Regenerationsfähigkeit von *Dalyellia viridis* zusammen, denn die Regenerationszellen stellen hier allein das Bildungsmaterial dar, und je weniger davon vorhanden ist, desto weniger neues Gewebe wird natürlich gebildet werden können. Es kommt ja auch häufig vor, daß selbst Tiere, die ein starkes Regenerationsvermögen besitzen (Hydren, Planarien, limicole und terricole Oligochäten), nur unvollkommen regenerieren, wenn die Teilstücke zu klein sind und das genügende Regenerationsmaterial nicht vorhanden ist (Korschelt 1907, S. 125). Es fragt sich nun hier, woher stammen die Regenerationszellen und wie erklärt sich ihre so geringe Anhäufung bei *Dalyellia viridis* gegenüber der soviel stärkeren bei den oben genannten Turbellarien. Beide Fragen stehen in enger Beziehung zueinander und müssen im Zusammenhang behandelt werden.

Im Parenchym sind bisher bei allen Turbellarien auch im normalen Zustand »freie Bindegewebszellen«, die von den Autoren in der verschiedensten Weise gedeutet und benannt worden sind, in mehr oder weniger großer Zahl angetroffen worden.

Bei *Stenostomum* und *Microstomum* liegen sie sehr reichlich zwischen den verästelten Bindegewebszellen, der Gerüstsubstanz (Fig. 39). Diese Elemente

sind von F. v. Wagner (1890) mit dem Namen »Bildungszellen« belegt worden, weil sie nach seinen Beobachtungen den Ausgangspunkt für die Regenerationsprozesse bilden. Keller (1894) ist der gleichen Ansicht. Er bezeichnet diese Zellen von embryonalem Charakter als »Stammzellen«. Er sieht in ihnen in der Entwicklung zurückgehaltene embryonale Elemente. Ob seine Anschauungen hier zu Recht bestehen, müssen Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte zeigen. Für die Tricladen leugnen neuere Regenerationsforscher (Wilhelmi, Lang, Bartsch, Steinmann) das Vorhandensein von »Stammzellen« im Sinne von Keller. Ihrer Meinung nach kann es sich hier aus dem Grunde nicht um embryonale Relikte handeln, da das Parenchym der Tricladen in seinem ursprünglichen Zustand ein syncytiales ist, aus dem sich die einzelnen Zellelemente erst im Laufe der Entwicklung herausdifferenzieren. Übereinstimmung herrscht über die Beschaffenheit des Parenchyms der ausgewachsenen Tricladen. Es setzt sich zusammen aus einem aus Plasma bestehenden Maschenwerk, dem »Reticulum«, und verästelten Bindegewebszellen, den »Stützzellen«. Die »freien Bindegewebszellen« sollen mehr oder weniger reichlich zwischen diesen Zellen liegen und alle Übergangsstufen zu den Stützzellen erkennen lassen. Zum Teil soll das Parenchym auch noch seinen syncytialen Charakter beibehalten. Über die Natur der freien Bindegewebszellen gehen die Ansichten der Autoren auseinander. Wilhelmi (1909) sieht in ihnen in Bildung oder Rückbildung begriffene Mesenchymzellen oder ruhende Drüsenzellen und hält es auch für wahrscheinlich, daß aus ihnen postembryonal die Gonaden und Dotterstöcke gebildet werden. Lang (1912) ist ganz ähnlicher Meinung. Er glaubt, daß die Stützzellen direkt aus dem syncytialen Parenchym hervorgehen und als in der Entwicklung weniger weit fortgeschrittene Elemente angesehen werden müssen als die freien Bindegewebszellen. Diese sollen dann, wenn die Neubildung eines Organs stattfindet, durch Einziehung der Fortsätze aus den Stützzellen entstehen und sich zu den Regenerationszellen umwandeln, aus denen sich dann die neuen Gewebe und Organe differenzieren. Lang bezeichnet sie daher als »Übergangszellen«. Sie treten nach seinen Angaben besonders zahlreich bei der Regeneration auf, fehlen aber auch nicht im normalen Zustand, da die verschiedenen Organe im Laufe der Zeit erneuert werden müssen. Nach Bartsch (1923) sind die freien Bindegewebszellen direkt syncytialen Ursprungs, sind die Regenerationszellen selbst. »Aus ihnen werden sowohl Stütz- als auch Drüsen-, Darmzellen usw.« Anderseits sollen aber die Stützzellen des Parenchyms fähig sein, sich, sobald irgendwelche Regenerationsprozesse vor sich gehen, in embryonale Zellen, Regenerationszellen zurückzuverwandeln. Steinmann (1925) vertritt eine ganz ähnliche Auffassung wie Lang: »Es scheint mir aus der Tatsache des Vorkommens von Übergängen zwischen ‚Stamm-‘ und ‚Stützzellen‘ hervorzugehen, daß die ersteren aus den letzteren sekundär durch Rückbildung ihrer Fortsätze entstanden seien« (S. 134), und: »Während des Heranwachsens der

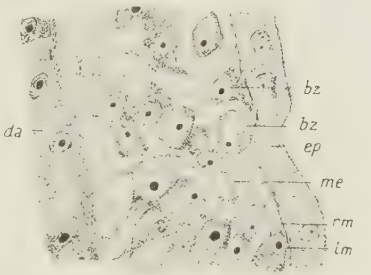


Fig. 39. Mesenchym von Stenostomum leucops. Vergr. 1:1200. Bezeichnungen wie in Fig. 12.

Planarien wird aus dem jugendlichen Dottersyncytium ein Reticulum, in welchem sich allmählich die Zellen individualisieren. Sie schreiten auf diesem Wege ungleich weit vorwärts. Einzelne werden zu Rhabditenbildungszellen, andre zu Stützzellen, zu Drüsenzellen, Mesenchymmuskeln, zu Urgeschlechtszellen. Wird nun einer Planarie ein Körperteil abgetrennt, so wandeln sich die Mesenchymzellen zu ‚Bildungszellen' oder Regenerationszellen um, wandern nach dem Ort der Neubildung aus.«

Über die Beschaffenheit des Mesenchyms von *Dalyellia viridis* habe ich bereits oben gesprochen. Es unterscheidet sich wesentlich von demjenigen der Tricladen und der Hysterophoren unter den Rhabdocoeliden, da es sich hier nicht um ein reticuläres, sondern mehr um ein blasiges Bindegewebe handelt, das nur wenig freie Bindegewebszellen enthält. Ich möchte hier im Zusammenhang nur noch einmal hervorheben, daß ich diese freien Zellen hier für die am wenigsten weit entwickelten Elemente des Mesenchyms halte, da sie bei frisch geschlüpften und jungen Tieren in größerer Anzahl vertreten sind als bei ausgewachsenen und sich alle Übergänge von ihnen zu den großen blasigen Zellen vorfinden. Ich habe dagegen niemals irgendwelche Beobachtungen machen können, die darauf hingedeutet hätten, daß sich auch umgekehrt aus den vacuolisierten Zellen des Bindegewebes die freien Zellen zurückdifferenzierten. Die blasigen Zellen des Mesenchyms von *Dalyellia viridis* haben eine weitgehende Differenzierung erfahren, die wahrscheinlich auf ihrer starken physiologischen Inanspruchnahme beruht, und ich möchte annehmen, daß sie aus diesem Grunde nicht die Fähigkeit besitzen, sich in embryonale Elemente zurückzuverwandeln. Ob die freien Bindegewebszellen direkt aus den Blastomeren hervorgehen, oder ob auch hier die Blastomeren als solche nicht erhalten bleiben und ein Syncytium bilden, aus dem sich diese Zellen differenzieren, ist eine Frage, die durch die Embryologie von *Dalyellia viridis* gelöst werden muß. Vorläufig sind Untersuchungen nach dieser Richtung hin bei den Dalyelliiden nicht angestellt worden. Nach den Mitteilungen von Bresslau (1904) über die Entwicklung der Rhabdocoelen möchte ich auch hier das erstere für wahrscheinlich halten.

Das Untersuchungsmaterial dieses Autors bildeten zum Teil Vertreter der Lecithophoren, *Mesostoma Ehrenbergii*, *Bothromesostoma personatum*, *Mesostoma lingua* und *produktum*. Es geht aus seiner Beschreibung hervor, daß die Embryonalentwicklung dieser Rhabdocoeliden einen wesentlichen Unterschied gegenüber derjenigen der Tricladen zeigt. Die Blastomeren behalten ihre Zellgrenzen und vermischen sich hier nicht mit den Dotterzellen zu einem Syncytium. »Wenn die Blastomeren ihre Teilungen einstellen, so« — berichtet Bresslau (S. 283) — »verschwinden gleichzeitig die Grenzen der einzelnen Blastomeren, die bis dahin gut erkennbar waren, so gut wie vollständig und rufen dadurch den

Eindruck hervor, als ob die Embryonalanlage in einen syncytialen Zustand übergegangen wäre. Tatsächlich aber stellt dieses Fehlen der Zellgrenzen, das mich längere Zeit — so lange ich mich nur auf die an meinen Schnitten gemachten Befunde stützte — irrgeführt hat, nur eine Folge der Konservierung dar. — Dagegen läßt sich durch Beobachtung lebender Eier mit Sicherheit feststellen, daß alle Blastomeren während der ganzen Entwicklung deutlich gesondert bleiben.« Über die Bildung des Mesenchyms äußert sich Bresslau unter anderm folgendermaßen (S. 253): »Der Rest der indifferenten Zellen des Embryos, soweit sie nicht zur Darmbildung verbraucht worden sind, hat unterdessen das Körperparenchym hergestellt.«

Ganz gleich, ob diese freien Bindegewebszellen embryonale oder schon differenzierte Zellen des Mesenchyms sind, soviel ist wohl jedenfalls sicher, daß sie mit denjenigen Zellen, die an der Wundheilung in so starkem Maße beteiligt sind, und die ich vorher aus Analogie als Regenerationszellen bezeichnet habe, identisch sind. Sie gleichen ihnen durchaus in Größe, Gestalt und Färbung. Die Anhäufung der Zellen an der Wundstelle ist so vorzustellen, daß die freien Bindegewebszellen aus dem angrenzenden Mesenchym nach der Wunde hin verlagert werden, so wie es bei den Tricladen, bei *Microstomum* und *Stenostomum* der Fall ist. Über die Art und Weise, wie dies geschieht, wage ich hier keine entscheidende Meinung abzugeben. Man müßte die einzelnen Zellen am lebenden Objekt verfolgen können, um sich einen klareren Begriff über die Art ihrer Verlagerung zu verschaffen. Die Zellen sind jedoch so klein, daß eine solche Beobachtung nicht zu machen ist. Möglich ist, daß die Zellen aktiv wandern, möglich ist aber auch, daß sie durch die Perivisceralflüssigkeit und durch fortgesetzte Muskelbewegung an Ort und Stelle geschafft werden. Lang (1912) hält eine aktive Bewegung der Regenerationszellen für durchaus möglich, »haben wir es hier doch mit lebenden und freien Zellen zu tun, für die man sehr gut die Fähigkeit der aktiven Ortsveränderung in Anspruch nehmen kann« (S. 401). Er glaubt, daß diese aktive Bewegung noch durch die nach dem Regenerate hin gerichteten Strömungen der Perivisceralflüssigkeit unterstützt wird. Bartsch (1923, S. 201) denkt, daß die Zellen durch einen nach dem Regenerate hin gerichteten Chylusstrom und ein fortwährendes Muskelspiel zu den Stellen getrieben werden, an denen Wachstumsprozesse vor sich gehen. Steinmann (1925, S. 155) erscheint es für das Richtigste, vorläufig »auf jede ‚Erklärung' zu verzichten und die Tatsache rein deskriptiv festzuhalten, daß die Zellen sich nach dem Wundrand hin bewegen«.

Aus dem bisherigen geht wohl hervor, daß die Bedeutung des Parenchyms für die Beschaffung des notwendigen Regenerationsmaterials sehr groß ist. Wo von vornherein viel indifferente Zellen vorhanden

sind (*Microstomum*, *Stenostomum*) oder das Mesenchym die Fähigkeit besitzt, sie reichlich aus sich hervorgehen zu lassen (Tricladen), wird eine große Menge von solchen Zellen, Regenerationszellen, zu den Stellen der Neubildungsvorgänge hinwandern können; bei *Dalyellia viridis* kann es nur eine geringe Zahl sein, da das Mesenchym hier nur wenig freie Bindegewebszellen enthält und auch keine zu liefern vermag. Auf Grund meiner Beobachtungen möchte ich Fulinski (1924) in bezug auf *Dalyellia viridis* ganz zustimmen, wenn er am Schluß seiner Arbeit in seinen theoretischen Bemerkungen schreibt: »Der Grund des Fehlens der Regenerationsprozesse bei den Rhabdocoeliden liegt ohne Zweifel in der Organisation der Tierchen. Die Rhabdocoelen bilden eine Gruppe kleiner Tiere mit einer kleinen Menge des Zellenmaterials. Wie bekannt, spielt das Mesenchymgewebe bei den Regenerationsvorgängen der Turbellarien eine wichtige Rolle. Wo viel davon vorhanden ist, treten Regenerationserscheinungen auf. Bei den Rhabdocoeliden ist die Armut an Mesenchymgewebe ein systematisches Merkmal. Da aber das Tier kein entsprechendes Material zur Verarbeitung besitzt, bildet es die verlorenen Teile nicht nach. Auf Grund der Beobachtungen von Graff, Lippitsch und Luther ist das Mesenchymgewebe in der Gruppe der *Lecithophora* verschieden und besteht aus einer kleinen Menge von Zellen. Außerdem spielen diese, wie das die Untersuchungen von Voigt, Jung und Luther aufweisen, eine große physiologische Rolle, welche sich darin kundgibt, daß die Stoffwechselprodukte in Form von Pigment sich reichlich in fast jeder Zelle des Mesenchymgewebes, besonders unter für das Tier unbequemen Bedingungen vorfinden. Das mindert in hohem Maße ihr Restitutionsvermögen. — Weiterhin tritt die Frage in den Vordergrund, wie das Fehlen der Regenerationsvorgänge mit den Fortpflanzungsvorgängen durch Regeneration in der Gruppe der *Hysterophora* in Einklang zu bringen ist. Aus den Forschungen von F. v. Wagner folgt jedoch, daß der Charakter des Mesenchymgewebes bei den *Hysterophoren* ein andrer ist, als bei den Lecithophoren.«

Es ist von Interesse, daß für die Alloeocoelen, bei denen ein Regenerationsvermögen entdeckt worden ist, das Parenchym als ein »reichliches, nur von spärlichen und kleinen Lücken durchsetztes« gekennzeichnet worden ist.

Der Charakter des Bindegewebes ist zweifellos ein sehr wichtiger bei der Regeneration mitsprechender Faktor. Doch erscheint er allein mir noch nicht ausreichend genug, um die so äußerst geringe Regenerationsfähigkeit bei *Dalyellia* zu erklären. Es wäre doch immerhin mög-

lich, daß ein einmal vorhandenes Regenerationsgewebe in irgendeiner Weise eine Vermehrung erführe und dadurch die erforderlichen Zellen in genügender Menge beschafft würden. In der Tat ist ja auch bei den Tricladen, bei *Microstomum* und *Stenostomum* das aus dem Parenchym stammende Zellenmaterial an und für sich für die Neubildungen noch nicht ausreichend. Für *Microstomum* und *Stenostomum* geben v. Wagner (1890, S. 371) und Keller (1894, S. 384) eine Vermehrung der »Bildungs-« bzw. »Stammzellen« durch Teilung an, die vor der Anhäufung der Zellen an den Teilungssepten im Mesenchym und in den Zellenpolstern selbst stattfindet. Nach Keller erfolgt diese Teilung mitotisch. F. v. Wagner macht darüber keine genaueren Mitteilungen. Bei den Tricladen sind gleichfalls häufig Zellteilungen gesehen worden. Nach Steinmann (1925, S. 137) finden sie sich bei den »durch Epimorphose regenerierenden Arten, bei denen das Regenerat auf dem Wege des Auswachsens entsteht«. »Im Umkreis des Regenerationskegels«, so schreibt Steinmann, »werden ziemlich viele Mitosen beobachtet.« Lang (1912, S. 392) fand die freien Bindegewebszellen im Parenchym häufig in mitotischer Teilung. Ebenso stellte Bartsch Mitosen in allen Teilen des Bindegewebes, besonders im Regenerationskegel (1924, S. 203), daneben auch Amitosen (S. 201) fest und glaubt weiterhin an eine Zellvermehrung auf Grund von »Kernbildung durch Chromidien« (S. 205).

Doch sind bei den Tricladen bei weitem nicht immer so viele Teilungen beobachtet worden, daß durch sie die Massenansammlungen der Zellen an den verletzten Körperteilen ihre volle Erklärung finden könnten. Bei den durch Morphallaxis regenerierenden Formen sollen sie sogar sehr selten sein (Steinmann 1925, S. 137). Es besteht hier vielmehr noch eine andre Möglichkeit der Vermehrung des Regenerationsmaterials. Im Körper regenerierender Planarien finden weitgehendste Umgestaltungen und Verlagerungen von ganzen Körperteilen und Organen statt, um das Material für die Neubildungen zu beschaffen, Prozesse, die nicht nur bei Planarien vor sich gehen, sondern auch bei andern Tieren, die eine starke Regenerationsfähigkeit besitzen, so z. B. auch bei Hydroidpolypen und Ascidien (Korschelt 1927). Es sind hier vor allem die ausführlichen Untersuchungen von T. H. Morgan über Gestaltsveränderungen (Morphallaxis) an regenerierenden Planarien und die Arbeiten von C. M. Child zu nennen. Mit derartigen Umgestaltungsvorgängen müssen starke Veränderungen mit dem dabei verwendeten Zellenmaterial im Körper der Tiere verknüpft sein Es finden hier weitgehende Reduktionen statt, die ganze Organe und Körperteile betreffen Diese Prozesse sind ausführlich von Korschelt

(1927) behandelt worden. Er weist darauf hin, daß es sich »kaum mit Sicherheit entscheiden läßt, ob diese Umarbeitung des Zellenmaterials in einer Um- und Rückdifferenzierung von Zellen oder in deren Auflösung und Verbrauch des dadurch gewonnenen Materials zuf Bildung indifferenten Gewebes besteht«, die Vermutung aber nahe liegt, daß De- und Redifferenzierungen vor sich gehen.

Dedifferenzierungsvorgänge werden von Steinmann (1925, 1927) sehr eingehend an Planarien beschrieben. Er glaubt, daß neben dem Parenchym auch die Organe, wie Drüsen, Darm, Dotterstöcke, Gonaden, Kopulationsapparat imstande sind, ihre Zellen direkt in embryonale, aus denen sie sich ursprünglich differenziert haben, zurückzuverwandeln und auf die Form von Regenerationszellen zu bringen, die zu den Stellen der Neubildungen wandern und zum Aufbau der neuen Körperteile verwandt werden. Neben diesen Vorgängen sollen während der Regeneration auch »Degenerationen« stattfinden (Steinmann [1925, 1927]; Stevens [1907]; Lang [1912]; Vandel [1922]). Ihnen fallen nach Steinmann die völlig differenzierten Zellen und Gewebe anheim. Die Zerfallsprodukte werden zum Teil an Ort und Stelle resorbiert. Zum Teil werden sie von besonderen Zellen, »Stoffträgern«, aufgenommen. Diese wandern in den Darm oder direkt zum Regenerationsgewebe, wo sie zugrunde gehen. Ihr Inhalt bildet das Nährmaterial für die Regenerationszellen und macht sie zu weiterem Wachstum fähig.

Regulatorische Reduktionen kommen nach Child (1903) auch unter den Rhabdocoeliden bei *Stenostomum* in starkem Maße vor. Bei Regenerationsversuchen an *Stenostomum leucops* und *grande* zeigte es sich, daß ganze Zooide zugunsten eines Individuums zerstört werden können.

Nach den Mitteilungen von Child scheint es sich hier in der Hauptsache um Degenerationsprozesse zu handeln. Die Zerfallsprodukte sollen von den bestehenden bleibenden und wachsenden Tieren aufgenommen und als Nahrung verwandt werden. Auch bei *Mesostoma* glaubt Fulinski (1924), daß neben dem Mesenchym auch noch andere Organe zur Bildung von Regenerationsgewebe herangezogen werden können. Es scheint mir das aus dem zu folgen, was er zur Erklärung der Tatsache anführt, daß nach einem mitten durch den Pharynx ausgeführten Schnitt die hinteren Fragmente von *Mesostoma* ein größeres Restitutionsvermögen aufweisen als die vorderen: »Der hintere Teil ist mit einer größeren Menge des Zellenmaterials, welches zum Wiederbau der Gewebe oder auch zur Materialverarbeitung nötig ist, als der vordere ausgestattet. Es genügt hier, das Mesenchymgewebe und die

Gonaden mit ihren Anhangsdrüsen anzuführen. Daher stammt also die größere Lebensfähigkeit und das Restitutionsvermögen.«

Bei *Dalyellia viridis* erfolgt keine Vermehrung der Regenerationszellen, weder durch Teilung der Zellen, noch durch Differenzierung von Organen. Ich habe vergeblich nach Amitosen, Mitosen und Kernzerfallserscheinungen, die den Schluß einer Kernvermehrung durch Auswanderung von Chromatin zulassen könnten, im Körper von in Wundheilung begriffenen Tieren gesucht. Von den Organen, die ihre Elemente in embryonale zurückverwandeln können, sollen die Sexualorgane sehr früh damit beginnen. Nach Steinmann bilden sich von ihnen zuerst die Dotterstöcke, dann die Geschlechtsgänge und der Kopulationsapparat, schließlich die Gonaden selber zurück. Ganz spät erst zerfallen die reifen Geschlechtsprodukte. Ich habe auf meinen Schnitten von *Dalyellia viridis* die Dotterstöcke und Hoden mit ihren Ausführungsgängen genauer auf Dedifferenzierungserscheinungen geprüft, aber niemals solche Bilder auffinden können, wie sie Steinmann für Tricladen beschreibt und abbildet. Ebenso konnte ich hier Degenerationserscheinungen, die mit den Regenerationsprozessen direkt in Zusammenhang gebracht werden könnten, nicht feststellen. Die Hoden waren stets kompakt wie beim normalen Tier, deutlich von einer Tunica propria umgeben. Die Geschlechtsgänge waren gut erhalten. Auch die Dotterstöcke erschienen kompakt, von einer Membran umgeben und waren meist in ihren Papillen und Sammelgängen mit Dotterzellen erfüllt. Nur bei einigen Objekten fand ich sie in ihren unteren Abschnitten frei von Dottermaterial. Daß diese Beobachtungen mit dem Wundheilungsvorgang in Beziehung gebracht werden können, möchte ich nicht annehmen. Unter diesen Umständen hätte ich diese Erscheinungen wohl häufiger antreffen müssen. L. v. Graff hat bei *Dalyellia viridis* im Hungerzustand ähnliche Wahrnehmungen gemacht (1882, S. 132; Taf. XII, Fig. 11 und 12). Im Mesenchym, im Darm und unter den Regenerationszellen an der Wunde habe ich Stoffträger nicht feststellen können. Ein Verschwinden andrer Organe ist mir nicht aufgefallen. So waren Darm, Pharynx, Gehirn und Augen stets vollständig vorhanden. Offenbar vermag also *Dalyellia viridis* den Verlust eines Körperteiles nicht dadurch auszugleichen, daß Organe abgebaut und aus ihrem Material die verlorenen Teile aufgebaut werden. Interessant sind hier die Angaben von Bresslau (1913, S. 278) über das Verhalten hungernder Exemplare von *Mesostoma Ehrenbergii*: »Jene eigenartige Fähigkeit, Nahrungsmangel durch Einschmelzung innerer Organe zu kompensieren, die sich bei den Tricladen herausgebildet hat, geht *Mesostoma Ehren-*

bergii ganz ab. Natürlich schrumpft wie das ganze Tier so auch der Genitalapparat während des Hungerns zusammen. Aber seine Funktionsfähigkeit geht dabei nicht gänzlich verloren. Vielmehr können Tiere, die dem Hungertode schon ganz nahe sind, noch frische Dauereier produzieren.« Diese Beobachtungen stehen in einigem Gegensatz zu der Annahme von Fulinski über die Verwendung der Gonaden und Anhangsdrüsen, die ich schon vorher (S. 540) erwähnt habe.

Wenn nun aber *Dalyellia viridis*, wie es nach den Beobachtungen den Anschein hat, nicht das Vermögen besitzt, ihr Bildungsmaterial auf irgendeine Weise zu vermehren, ist hier wohl das Ausbleiben der Regeneration zu erwarten, denn aus der geringen Zahl der im Körper vorhandenen freien Bindegewebszellen können ganze neue Körperteile nicht aufgebaut werden. Damit ist aber nur konstatiert, daß *Dalyellia viridis* Eigenschaften abgehen, die bei regenerationsfähigen Turbellarien vorhanden sind und bei der Regeneration in Erscheinung treten. Warum sie aber fehlen, darauf läßt sich keine Antwort finden, wie ja Kausalerklärungen überhaupt nicht gegeben werden können.

Fulinski (1924) stellte fest, daß junge Tiere von *Mesostoma* ein größeres Restitutionsvermögen aufweisen als ältere. Hinsichtlich der vorhergehenden Darstellung der Beschaffenheit des Mesenchyms von *Dalyellia viridis* wäre auch hier bei jüngeren Exemplaren ein gleiches zu erwarten gewesen, da das Mesenchym ja bei diesen noch eine größere Anzahl von freien Bindegewebszellen enthält. Die Versuche verliefen aber ebenfalls negativ. Ich möchte daher vermuten, daß *Dalyellia viridis* überhaupt nur eine beschränkte Anzahl von Zellen ausbildet, die nur innerhalb einer gewissen Variationsbreite ihre Verwendung findet.

Bei diesen mehr theoretischen Erörterungen habe ich mich ausschließlich darauf beschränkt, eine Deutung für die so geringe Regenerationsfähigkeit bei *Dalyellia viridis* zu suchen. Das geschah aus dem Grunde, weil ich nur diese Form histologisch untersucht habe. Zu vermuten ist, daß bei *Typhloplana viridata* die für den Mangel der weiteren Neubildungen verantwortlich zu machenden Faktoren die gleichen sind. Bei *Rhynchomesostoma rostratum* muß der Fall etwas anders liegen. Nach Angaben von Luther ist hier das Mesenchym sehr spärlich entwickelt und enthält nur »vereinzelt« freie Bindegewebszellen. Welche Umstände es hier bewirken, daß unter gewissen Bedingungen weitgehendere Neubildungen vor sich gehen, müssen histologische Untersuchungen zeigen.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. E. Korschelt, der mir die Anregung zu meinen Untersuchungen gab

und mich in gütigster Weise unterstützte, spreche ich hier meinen tiefsten Dank aus. Auch den Assistenten des Instituts, Herrn Prof. Dr. E. Tönniges, Herrn Dr. O. Mattes und ganz besonders Herrn Dr. K. v. Haffner bin ich zu großem Dank verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

Bardeen, Ch. R., 1902: Embryonic and Regenerative Development in Planarians. Biol. Bull. Vol. III. Woods Holl, Mass.

Bartsch, O., 1923: Die Histiogenese der Planarienregenerate. Zool. Anzeiger. Bd. LVI.

Böhmig, L., 1886: Untersuchungen über rhabdocoele Turbellarien. I. Das Genus Graffilla von Ihering. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIII. Leipzig.

— 1890: Untersuchungen über rhabdocoele Turbellarien. II. Plagiostoma und Cylindrostoma Graff. Ebenda. Bd. LI. Leipzig.

— 1904—1908: in Bronn: Klassen und Ordnungen des Tierreiches. 4. Bd. Vermes. Abteilung Ic: Turbellaria. I. Abteilung: Acoela und Rhabdocoelida. S. 2344—2351. Leipzig.

Bresslau, E., 1904: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien. I. Die Entwicklung der Rhabdocoelen und Alloecoelen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXIV. Leipzig.

Brinkmann, A., 1906: Studier over Danmarks Rhabdocoele og acoele Turbellarier. In Visdensk. Meddel naturh. Foren. Kobenhavn.

Bronn, 1904—1908: Klassen und Ordnungen des Tierreiches. 4. Bd. Vermes. Abteilung Ic: Turbellaria. I. Abteilung: Acoela und Rhabdocoelida. Leipzig.

— 1912—1917: Klassen und Ordnungen des Tierreiches. 4. Bd. Vermes. Abteilung Ic: Turbellaria. II. Abteilung: Tricladida. Leipzig.

Child, C. M., 1902: Studies on Regulation. I. Fission and Regulation in Stenostoma. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XV. Leipzig.

— 1903: Studies on Regulation. III. Regulative Destruction of Zooids and Parts of Zooids in Stenostoma. Ebenda. Bd. XVII. Leipzig.

— 1905: Studies on Regulation (of Planaria). Ebenda. Bd. XX.

Curtis, W. C., 1902: The Life History, the Normal Fission and the Reproductive Organs of Planaria maculata. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. XXX. Boston.

Draparnaud, J. P. R., 1803: Tableau des Mollusques terrestres et fluviatiles de la France. Montpellier.

Francotte, P., 1883: Courte Notice sur l'anatomie et l'histologie d'un Turbellarié rhabdocoele du genre Derostomum (D. Benedeni n. sp.). Bull. soc. belg. de Microscopie. IX. année. Bruxelles.

Fuhrmann, O., 1894: Die Turbellarien in der Umgebung von Basel. Revue suisse de zool. Vol. II. Genève.

Fulinski, B., 1924: Über das Restitutionsvermögen der Rhabdocoelen. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. LI.

Graff, L. v., 1878: Kurze Berichte über fortgesetzte Turbellarienstudien. I. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX. Suppl. Leipzig.
— 1882: Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. Leipzig.
— 1884: Zur Kenntnis der physiologischen Funktion des Chlorophylls im Tierreich. Zool. Anzeiger. VII. Jahrg. Leipzig.
— 1913: Turbellaria. II. Rhabdocoelida. Tierreich. Lief. 35. Berlin.
Haffner, K. v., 1925: Untersuchungen über die Symbiose von Dalyellia viridis und Chlorohydra viridissima mit Chlorellen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CXXVI. Leipzig.
Hartmann, M., 1922: Dauernder Ersatz der eingeschlechtlichen Fortpflanzung durch Regeneration. Biol. Zentralbl.
Hofsten, N. v., 1907: Studien über Turbellarien aus dem Berner Oberland. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 85. Leipzig.
Keller, J., 1894: Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Süßwasserturbellarien. Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturw. Bd. XXVIII. Jena.
Kenk, R., 1924: Die Entwicklung und Regeneration des Kopulationsapparates der Planarien. Zool. Jahrb. Bd. XLV. Abt. f. Anat. u. Ont. Jena.
Korschelt, E., 1907: Regeneration und Transplantation. Jena.
— 1927: Regeneration und Transplantation. Bd. I. Regeneration. Berlin.
Lang, P., 1912: Über Regeneration bei Planarien. Arch. f. microsc. Anat. Bd. LXXIX. Heft 3. Bonn.
Lepeschkin, W. D., 1910: Über einen neuen Vertreter des Wurmtypus mit 4 Chromosomen (Vortex viridis). Biol. Zeitschr. (Journal). Bd. I. Heft 2. Moskau.
Lippitsch, K., 1890: Beiträge zur Anatomie des Derostoma unipunctatum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIX. Leipzig.
Luther, A., 1904: Die Eumesostominen. Ebenda. Bd. LXXVII.
— 1921: Untersuchungen an rhabdocoelen Turbellarien. Act. soc. pro fauna et flora fennica. Bd. XLVIII. Helsingfors.
Meixner, J., 1915: Zur Turbellarienfauna der Ost-Alpen, insonderheit des Lunzer Seengebietes. Zool. Jahrb., Syst. Abt. Bd. XXXVIII. Jena.
Monti, R., 1900: Studi experimentali sulla rigenerazione nei Rhabdoceli marini (Plagiostoma girardi Graff). Rend. R. Ist. Lomb. sc. A. lett. Ser. 2. T. XXXIII. Milano.
Morgan, T. H., 1900: Regeneration in Bipalium. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. IX. Leipzig.
— 1900: Regeneration in Planarians. Ebenda. Bd. X.
— 1901: Growth and Regeneration in Planaria lugubris. Ebenda. Bd. XIII.
Mrazek, A., 1906: Über die Organisationsverhältnisse der Catenula lemnae Dug. Sitzungsber. d. böhm. Ges. d. Wiss. Prag.
Prenant, M., 1918/20: Recherches sur les Rhabdites des Turbellariés. Arch. de zool. exp. et gén. T. LVIII.
Reisinger, E., 1925: Zur Turbellarienfauna der Ostalpen. Neue und wenig bekannte Vertreter der Graffiliden und Dalyelliiden aus Steiermark und Kärnten. Zool. Jahrb. Bd. XLIX. Syst. Abt. Jena.
Ritter, E. und Congdon, M., 1900: On the Inhibition by Artificial Section of the Normal Fission Plane in Stenostoma. Proceed. of the Calif. Acad of Scienc. San Francisco. T. II, No. 6.

Ruhl, L., 1927: Regenerationserscheinungen an Rhabdocoelen. Zool. Anzeiger. Bd. LXXII.

Schneider, A., 1873: Untersuchungen über Plathelminthen. 14. Jahresbericht der Oberhess. Ges. f. Natur- u. Heilkunde. Gießen.

Schulz, E., 1902: Aus dem Gebiete der Regeneration. II. Über die Regeneration bei Turbellarien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXII. Leipzig.

Schultze, M. S., 1851: Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien. 1. Abt. Greifswald.

Sekera, E., 1903: Einige Beispiele zur Lebensweise von Vortex helluo (viridis M. Sch.). Zool. Anzeiger. Bd. XXVI.

— 1911: Weitere Beiträge zu den Doppelbildungen bei Turbellarien. Sitzungsber. d. Gesellsch. d. Wiss. zu Prag.

— 1912: Über die grünen Dalyelliden. Zool. Anzeiger. Bd. XL.

— 1926: Beiträge zur Kenntnis der Lebensdauer bei einigen Turbellarien und Süßwassernemertinen. Ebenda. Bd. LXVI.

Steinmann, P. und Bresslau, E., 1913: Die Strudelwürmer. Leipzig.

Steinmann, P., 1925: Das Verhalten der Zellen und Gewebe im regenerierenden Tricladenkörper. Verhandl. d. Naturf.Gesellsch. in Basel. Bd.XXXVI. Basel.

— 1926: Prospektive Analyse von Restitutionsvorgängen. I. Teil. Die Vorgänge in den Zellen, Geweben und Organen während der Restitution von Planarienregeneraten. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. CVIII.

Stevens, N. M., 1901: Notes on Regeneration in Planaria lugubris. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XIII.

— 1907: A Histological Study of Regeneration in Planaria simplicissima, Pl. maculata and Pl. morgani. Ebenda. Bd. XXIV.

Tönniges, C., 1913/14. Die Trichocysten von Frontonia leucas und ihr chromidialer Ursprung. Arch. f. Protistenk. Bd. XXXII.

Vandel, A., 1922: Recherches expérimentales sur les modes de reproduction des Planaires triclades paludicoles. Bull. biol. France-Belg. Vol. LXV. Paris.

Wagner, F. v., 1890: Zur Kenntnis der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Microstoma nebst allgemeinen Bemerkungen über Teilung und Knospung im Tierreich. Zool. Jahrb., Anat. Abt. Bd. IV. Jena.

— 1904—1908: S. 2432—2484. Bronn: Klassen und Ordnungen des Tierreiches. 4. Bd. Vermes. Abteilung Ic: Turbellaria Abteilung I. Rhabdocoelida.

Wilhelmi, J., 1909: Tricladen. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Herausgeg. v. d. zool. Station zu Neapel. XXXII. Monographie. Berlin.

Zacharias, O., 1885: Studien über die Fauna des großen und kleinen Teiches im Riesengebirge. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI. Leipzig.

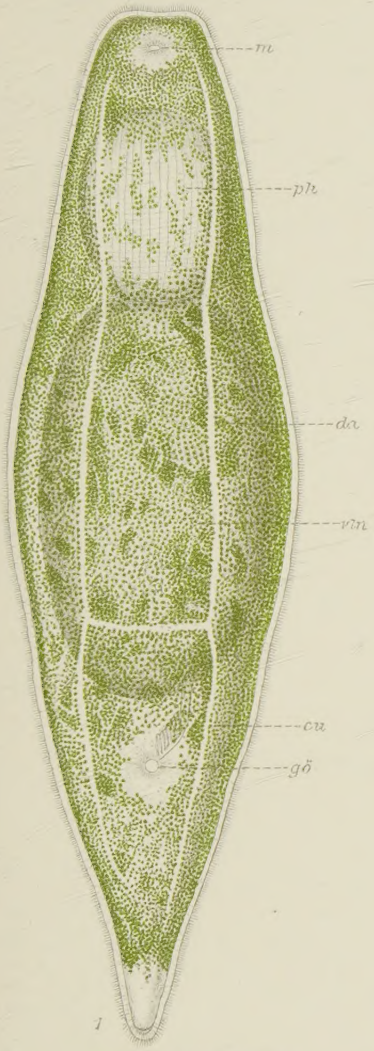
Erklärung der Tafel XIII.

Abb. 1. *Dalyellia viridis*. Habitusbild. Vergr. 40fach. (Ventralseite.) *cu*, Cuticularapparat; *da*, Darm; *gö*, Genitalöffnung; *m*, Mund; *ph*, Pharynx; *vln*, ventraler Längsnervenstamm; *qn*, erwies sich auf Schnitten als Querkommissur der ventralen Längsnervenstämme. Eine Quercommissur unter dem mittleren Abschnitt des Penis fand N. v. Hofsten bei andern Dalyellien (1907, S. 487).

Abb. 1a—1b. Wundheilungsbilder von *Dalyellia viridis*. Vergr. 40fach. 1a. Wunde unmittelbar nach der Operation. *ep*, Epithel; *de*, Eindellung. 1b. Wundhäutchen 1. Tag nach der Verwundung. *h*, *Häutchen*. 1c. Wunde nach 2 Tagen. *zwr*, mit Flüssigkeit erfüllter Raum. 1d. 8 Tage alte Wunde. 1e. Bläschenartige Gebilde *bl* an einem verwundeten Hinterende. 1f. Kegelförmiges Gebilde *ke* am Hinterende, 14 Tage nach der Operation. *sk*, Einsenkung des Epithels. 1g. Hinterende eines jungen Tieres, 27 Tage nach der Verwundung.

Abb. 2. *Typhloplana viridata*. Habitusbild. Vergr. 100fach. *sstr*, Stäbchenstraßen; *do*, Dotterstock; *o*, Ovar; *meb*, Mündung des Excretionsbechers.

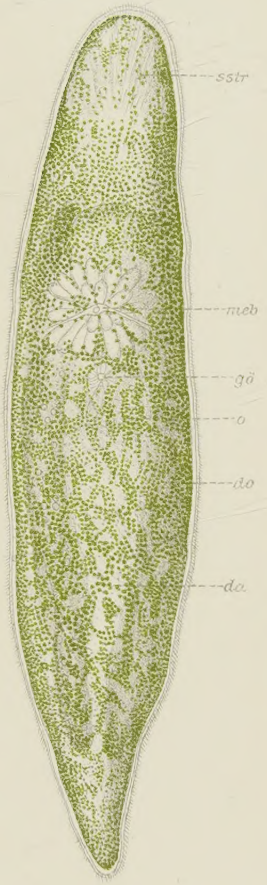
Abb. 2a. Hinterende von *Typhloplana viridata* mit Kegel, 2 Tage nach der Operation. Vergr. 100fach. *k*, Kegel.



1

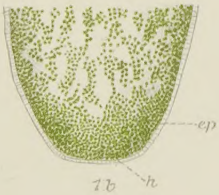
2a

1g



2

1a



1b

1c

1d

1e

1f